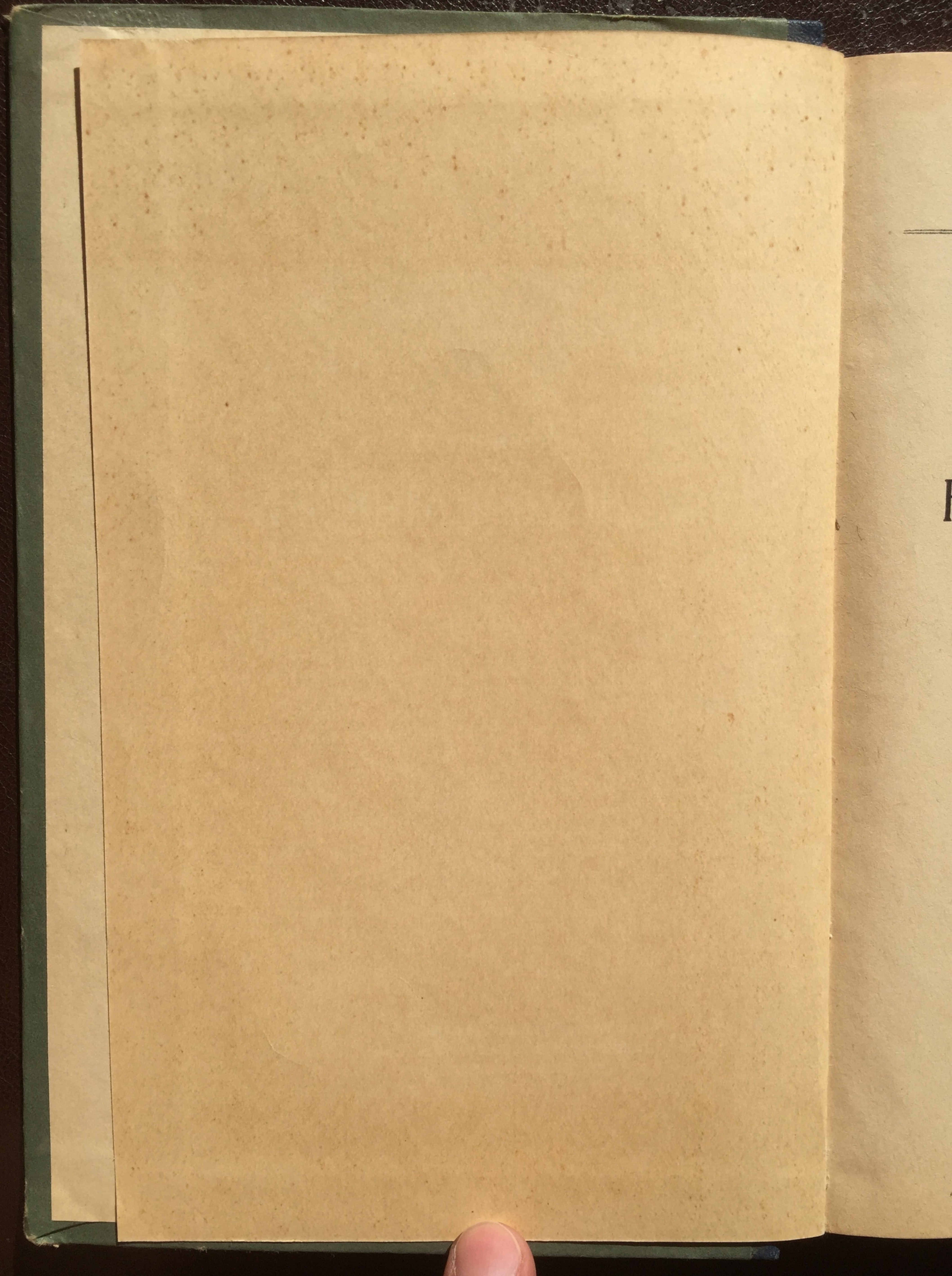


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Н. А. Плохинский

НАСЛЕДУЕМОСТЬ

1964



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

Н. А. ПЛОХИНСКИЙ,
доктор сельскохозяйственных наук

НАСЛЕДУЕМОСТЬ

Ответственный редактор
кандидат биологических наук
З. С. НИКОРО

РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ ОТДЕЛ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР
НОВОСИБИРСК

1964

В 1956 г. была опубликована статья Беттин и вошел в обиход языка — от США и других стран обсуждали наследуемости хромосом в разном возрасте (свой вес овец).

По мнению Гальтона, среднего роста родителей Гальтона, если средний рост родителей будет выше, то и у детей будет выше.

Исходя из этого, можно сделать вывод, что наследуемость роста человека не является абсолютной, а зависит от многих факторов.

ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
29	3-я сверху	$h^2 = \sigma_{\varphi} / \sigma_{\gamma}^2$	$h^2 = \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\varphi}^2$
46	22-я сверху	$\Sigma \Sigma (\gamma - M_i)^2 = 80.$	$\Sigma \Sigma (V - M_i)^2 = 80.$
58	8-я снизу	$- C_{11} - C_2$	$- C_1 - C_2$
58	5-я снизу	$C_y - \Sigma (V - M_0)^2$	$C_y = \Sigma (V - M_0)^2$
69	1-я сверху	$h_{22(1 \cdot 2)}^2 =$	$h_{2(1 \cdot 2)}^2 =$
72	Табл. 19, последняя графа	$C_s = \Sigma n_s D_s^2 = 3$	$C_s = \Sigma n_s D_s^2 = 30$
75	4-я сверху	$CK_d = \sigma_e^2 + k_1 \sigma_d$	$CK_d = \sigma_e^2 + k_1 \sigma_d^2$
75	7-я сверху	$\sigma_p^2 = \sigma_x + \sigma_e^2$	$\sigma_p^2 = \sigma_x^2 + \sigma_e^2$
77	7-я сверху	$h_d^2 = \frac{4\sigma_a^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} =$	$h_d^2 = \frac{4\sigma_d^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} =$
81	21—22-я снизу	$\sigma_y^2 + CK_z$	$\sigma_x^2 + CK_z$
83	1-я снизу	$h^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y$	$h^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y^2$
84	16-я сверху	при $h^2 = \frac{r-1}{nr-1} h^2 = 0.$	при $h^2 = \frac{r-1}{nr-1} h^2 = 0.$
104	1-я снизу	$0,18 = 22pq$	$0,18 = 2pq$
106	12-я сверху	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 - \sigma_{\pi}^2 = C_y / N.$	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2 = C_y / N.$
138	4-я снизу	$r_s = 1 - \frac{\sigma \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$	$r_s = 1 - \frac{6 \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$
144	11-я снизу	$r_s = 1 - \frac{\sigma \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$	$r_s = 1 - \frac{6 \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$

Н. А. Плехинский. „Наследуемость“

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
Общий обзор литературы	8
Показатели наследуемости	15
Разнообразие показателей наследуемости	15
Различное понимание сущности наследуемости	16
Показатели наследуемости первой категории	18
Теоретические основы	18
Способы определения некоторых показателей наследуемости	23
Сравнительная оценка способов определения показателей наследуемости	26
Экспериментальная проверка пригодности показателей наследуемости	28
Учет породности и условий жизни	30
Проверка теоретических основ	32
Особые свойства показателя наследуемости $h_2^2 = 2R_{д/м}$	36
Выводы	39
Показатели наследуемости второй категории	41
Разложение фенотипической вариации	41
Анализ однофакторных дисперсионных комплексов	41
Общие положения и терминология	41
Элементы однофакторного дисперсионного комплекса	43
Две модели комплексов	47
Определение достоверности показателей наследуемости	48
Определение степени наследуемости и разложение факториального среднего квадрата	51
Анализ полных двухфакторных дисперсионных комплексов	56
Анализ иерархических комплексов	63
Определение показателей наследуемости с разложением и без разложения среднего квадрата	78
Разложение генотипической вариации	88
Непараметрические показатели наследуемости	106
Применение различных показателей наследуемости в науке и практике	113
Классификация показателей наследуемости	118
Показатели наследуемости первой категории	119

Первый показатель наследуемости	122
Второй показатель наследуемости	122
Показатели наследуемости второй категории	122
Третий показатель наследуемости	125
Четвертый показатель наследуемости	125
Пятый показатель наследуемости	128
Пятый и четвертый показатели наследуемости в племенных стадах Новосибирской области и Алтайского края	135
Шестой, седьмой, восьмой и девятый показатели наследуемости	139
Десятый, одиннадцатый и двенадцатый показатели наследуемости	142
Тринадцатый показатель наследуемости	143
Показатели наследуемости третьей категории (четырнадцатый и пятнадцатый)	144
Зависимость показателей наследуемости от различных факторов	145
Основные факторы, определяющие величину показателей наследуемости	177
Изменчивость признака	178
Генотипическое разнообразие	179
Разнообразие условий жизни	180
Комбинированное действие трех основных факторов	180
Литература	184

*Николай Александрович
Плохинский*

НАСЛЕДУЕМОСТЬ

Редактор И. П. Зайцева
Художественный редактор В. Г. Бурькин
Обложка художника Ю. В. Гаврилова
Технический редактор Т. П. Танакова
Корректоры: В. Г. Прохорова, Т. П. Савинова

Сдано в набор 21 апреля 1964 г. Подписано в печать 9 ноября 1964 г. МН 00650. Бумага 60×92¹/₁₆. 12,25 печ. л., 13,9 уч.-изд. л. Тираж 2500.

Редакционно-издательский отдел Сибирского отделения Академии наук СССР. Новосибирск, Советская, 20. Заказ № 62. Типография № 1, Новосибирск, Красный проспект, 20.
Цена 1 р. 07 к.

ВВЕДЕНИЕ

В 1956 г. в одном итальянском зоотехническом журнале была опубликована статья под настораживающим заглавием: «Наследуемость — понятие простое и вовсе не новое». Автор статьи Беттини [14] утверждал, что этот термин хорошо знаком и вошел в общее употребление во всех странах английского языка — от США до Новой Зеландии, а также в Швеции, Дании и других и что уже в 1943—1947 гг. вопросы наследуемости обсуждались в Ежегоднике министерства сельского хозяйства США, причем сообщались многочисленные оценки наследуемости хозяйственно-полезных признаков (вес свиней в разном возрасте, привесы, плодовитость, качество туш, мясные качества крупного рогатого скота, качество шерсти и живой вес овец).

По мнению Беттини, сущность наследуемости чрезвычайно проста. Впервые о ней говорилось еще в работах английского ученого двоюродного брата Чарльза Дарвина Фрэнсиса Гальтона, который наблюдал, что у отцов и матерей высокого и низкого роста дети тоже соответственно выше или ниже среднего роста, но не достигают роста родителей. Разность между ростом детей и средней величиной роста, по наблюдениям Гальтона [49], составляет около трети разности между ростом родителей и средней величиной роста. Например, если средний рост итальянцев определенной местности 165 см, а высокие родители имеют рост 180 см, то их дети, по Гальтону, будут выше среднего итальянца на $\frac{1}{3} (180 - 165) = 5$ см, т. е. будут иметь рост $165 + 5 = 170$ см.

Исходя из этого, Беттини считает, что наследуемость — это отношение отклонения детей к отклонению родителей (имеется в виду отклонение от средней величины признака для опре-

деленной популяции). В приведенном примере наследуемость роста итальянцев выразилась показателем

$$h^2 = \frac{170 - 165}{180 - 165} = \frac{5}{15} = 0,33.$$

Приведенные Беттини определение и метод расчета показателя наследуемости интересны как первый подход к изучению этого биологического явления. После Гальтона [49] проведено большое количество исследований, в которых сущность наследуемости была вскрыта более глубоко.

Для первого, вводного, ознакомления с современными представлениями о сущности и значении этого явления достаточно сопоставить три смежных понятия, отражающих три стороны движения *генетической информации*: *наследование*, *повторяемость* и *наследуемость*.

Генетическая информация — это материальная дискретная основа наследственности, передаваемая от родителей их детям частично в неизменном, а частично в преобразованном виде, определяющая направление синтеза специфических белков, развитие организма в определенных условиях жизни и основные реакции его на внешние воздействия.

Определение физико-химической сущности наследственной информации, закономерностей ее движения, преобразования и реализации составляет содержание специальных разделов нескольких наук: генетики, биохимии, биофизики, биометрии, теории популяций, селекции.

Последние работы биологов в этом направлении принесли особо ценные результаты, благодаря которым удалось подойти вплотную к расшифровке кода генетической информации.

Наследование — это процесс передачи генетической информации от родителей детям и ее реализация в форме признаков по определенным законам. Закономерности наследования признаков в разных условиях изучает большая армия ученых-генетиков во всех странах мира.

Повторяемость — это степень постоянства в проявлении одной и той же генетической информации в форме признака в разном возрасте, в разных условиях, на разных участках тела. В соответствии с этим существует три вида повторяемости: возрастная, паратипическая и топографическая, изучение которых дает возможность ранней диагностики развития признака с большей или меньшей точностью, позволяет решить вопрос об эффективности отбора по этому признаку в любых условиях или дает указание на возможность оценивать развитие этого признака на любом или на строго определенном участке тела.

В настоящее время повторяемость разных признаков у сельскохозяйственных и лабораторных животных изучается многими учеными. Но еще не выработаны единые методы измерения и практического использования показателей повторяемости. У нас этими вопросами занимается Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук СССР.

Наследуемость — это наследственная обусловленность разнообразия каждого признака; это проявление особенностей генетической информации, относящейся к данному признаку, в его фенотипическом разнообразии. Степень наследуемости — это та часть или доля фенотипического разнообразия признака, которая отражает влияние разнообразия генетической информации, идущей от родителей к детям, причем остальная часть фенотипического разнообразия признака отражает влияние разнообразия условий жизни детей.

Следует иметь в виду, что два родителя, не разнообразные по генотипу в отношении данного признака (полностью одинаковые по генотипу), могут передавать детям разнообразную генетическую информацию, если они гетерозиготы.

Для одной особи бессмысленно определять, какая часть ее фенотипа обусловлена наследственностью и какая условиями жизни. Генетическая информация, полученная одним индивидуумом, реализуется в форме определенных признаков в таком взаимодействии с условиями жизни, при котором обе причины неотделимы друг от друга: без соответствующей генетической информации признак не может развиваться, так же как и при наличии генетической информации, но без необходимых условий ее реализации.

Но для группы, состоящей из многих неодинаковых особей и характеризующейся определенным общим разнообразием признака, вполне возможно выявить влияние на это общее фенотипическое разнообразие двух основных факторов: генотипического разнообразия, пришедшего от родителей, и разнообразия условий жизни.

Если одинаковые или сходные генетические информации реализуются в разнообразных условиях, то общее разнообразие признака будет обусловлено целиком или главным образом только одной причиной — разнообразием условий жизни.

Если, наоборот, различные, неодинаковые генетические информации реализуются в идентичных или сходных условиях, то общее разнообразие признака в группе будет обусловлено целиком или главным образом генотипическим разнообразием.

Если различные генетические информации реализуются в различных условиях, то фенотипическое разнообразие признака может быть в разной степени обусловлено его генотипиче-

ским разнообразием, пришедшим от родителей. Эта степень обусловленности фенотипического разнообразия генотипическим измеряется при помощи различных показателей наследуемости.

Разнообразие генетической информации (его степень и структура) выявляется в потомстве с различной степенью точности. Из этого обычного биологического явления вытекает важное следствие: отбор особей по фенотипу затрагивает их генотипы не целиком, а только в большей или меньшей степени. При сильной наследуемости отбор по фенотипу в большей степени затрагивает генотип; в этих случаях от лучших родителей гарантировано получение лучших детей. При слабой наследуемости отбор по фенотипу не дает соответствующего эффекта, и при отборе лучших по фенотипу качество детей редко соответствует качеству их родителей.

Эти общие положения вытекают из результатов многовековой практической селекции домашних животных. Многочисленные наблюдения генетиков и селекционеров показывают, что не всегда родители, обладающие лучшим развитием признака, дают столь же хороших детей. Поэтому изучение наследуемости селекционируемых признаков приобретает особое значение и для генетики популяций, и для теории и практики селекции.

Наследуемость признака в популяции при определенных условиях ее жизни определяет возможные темпы эволюции этой популяции в отношении изучаемых признаков. Зная наследуемость признака в стадах определенной структуры, разводимых в лучших или худших условиях, можно решить основную вопрос планирования племенной работы: обеспечат ли дальнейшее улучшение стада свои производители или нужны производители из других стад.

Прогноз эффективности определенных видов отбора и отдельных систем подбора невозможен без учета всего предыдущего опыта по наследуемости селекционируемых признаков в конкретных стадах и условиях. В сущности, именно эта истина выражена в афоризме известного русского ученого-селекционера М. М. Щепкина («Из наблюдений и дум заводчика»): «Без знания кровей нет племенного дела».

В настоящее время ученые многих стран мира изучают наследуемость признаков у животных. Получено огромное количество сведений о величине показателей наследуемости многих признаков у сельскохозяйственных и лабораторных животных, а также у человека. Но все это находится в стадии накопления первичного материала. Предложено много методов измерения наследуемости, но единых методов расчета и использования этого показателя нет. Это обстоятельство и

служит основной причиной того, что богатые возможности теоретического и практического применения учения о наследуемости еще почти совершенно не используются.

Назрела необходимость разобратся во всех исследованиях наследуемости, проверить теоретические основы и практическую приемлемость предлагавшихся способов ее измерения и использования и разработать единую систему показателей наследуемости, наиболее пригодных для решения различных теоретических и практических задач.

Такая работа проводится лабораторией генетических основ селекции животных Института цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук СССР. Первые результаты этих исследований сообщаются в настоящей монографии.

В разработке указанных вопросов, кроме руководителя лаборатории Н. А. Плохинского, принимали участие сотрудники группы по изучению наследуемости З. С. Никоро, В. Б. Сутягина, З. М. Гужвенков, Н. Ф. Решетникова, Л. А. Васильева, З. Н. Харитонова, З. К. Чуракова и сотрудники группы селекции овец Г. А. Стакан, А. А. Соскин и И. Т. Левина.

ОБЩИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Термин «наследуемость» (heritability) предложил Лаш [104] в 1939 г. (опубликовано в 1941 г.). Символ наследуемости h^2 заимствован из ранних работ Райта [199], который обозначал им «детерминацию признака наследственностью», т. е. примерно то, что вслед за Лашем стало называться наследуемостью. Нужно иметь в виду, что общепринятый теперь символ h^2 применяется ко всем показателям наследуемости, вычисленным не только по Райту, но и любым другим способом.

По вопросам наследуемости издано и издается очень большое количество работ. Опубликовано уже несколько сводок результатов, полученных в исследованиях наследуемости [54, 14, 38, 41, 61а, 69, 786, 154].

В настоящей монографии использовано 230 литературных источников, вышедших в свет за период с 1889 по 1961 г. и содержащих все основные сведения об исследованиях наследуемости, проведенных в 24 странах мира. Полученные в исследованиях показатели наследуемости приведены в сводке показателей наследуемости.

Сводка показателей наследуемости

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
Крупный рогатый скот Удой за лактацию (полную или неполную)	0,00÷0,67	[1, 14, 23, 24, 37, 41, 61, 65, 69, 73, 74, 77, 80, 95,	1933—1961

Продолжение сводки

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
Содержание жира в молоке в килограммах	0,00÷0,78	122, 125, 126, 142, 158, 165, 177, 178, 184] [8, 14, 28, 41, 52, 55, 65, 76, 80, 99, 106, 177, 178, 183, 184]	1930—1961
в процентах	0,18÷0,88	[1, 10, 11, 14, 38, 41, 61, 64, 69, 74, 76, 80, 178, 184, 197]	1932—1961
Показатели качества молочного жира: число Рейхерта-Мейссля, число Поленске, число омыливания, йодное число, показатель рефракции	0,62÷0,89	[197]	1955
Содержание в молоке белка, сахара, сухих нежировых веществ	0,60÷0,78	[61, 194, 197]	1949—1959
Оплата корма (всего, продуктивного) молочной продукцией (молоком, молочным жиром)	0,13÷0,40	[33, 170, 171, 187, 188]	1955—1960
Постоянство лактации	0,10÷0,30	[14]	1956
Продолжительность лактационного периода	0,19÷0,26	[37, 97]	1951—1956
сухостойного периода	0,05÷0,60	[14, 33, 37, 76, 97, 170, 171, 190]	1953—1960
межотельного периода	0,00÷0,14	[14, 37, 76, 97, 98, 175]	1951—1958
периода плодоношения	0,22÷0,50	[34, 51, 173, 192]	1955—1959
Плодовитость (многоплодие)	0,00÷0,18	[22, 36, 168, 193]	1953—1958
Оплодотворяемость (число случек на 1 зачатие)	0,00÷0,07	[41, 98, 144]	1953—1960
Регулярность охоты	0,05	[144]	1953
Период от первой случки до зачатия	0,07	[144]	1953
Живой вес			
при рождении	0,26÷0,72	[14, 15, 33, 91, 92, 93, 165, 170]	1955—1958
при отъеме	0,11÷0,57	14, 33, 91, 92, 93, 166, 189]	1955—1959

Продолжение сводки

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
в разных возрастах (6 мес., 1 год, 15 мес., 96 недель, 20 мес., 30 мес., взрослого скота)	0,00 ÷ 0,80	14, 15, 25, 41, 91, 92, 165, 189]	1955—1960
в конце откорма	0,77 ÷ 0,84	[170, 171]	1955—1960
Средний суточный привес при откорме	0,03 ÷ 0,70	[14, 23, 27, 185, 189]	1956—1959
при развитии молодняка за разные периоды	0,07 ÷ 0,40	[92, 93, 189]	1961—1959
Возраст достижения 410 кг	0,57	[33]	1955
Потери веса при транспортировке	0,91	[170]	1955
Убойный вес (вес туши)	0,69 ÷ 0,73	[33, 170]	1955
Качество мяса (упитанность туши, цвет глазной мышцы, ее площадь сечения, толщина полива)	0,16 ÷ 0,73	[33, 170]	1955
Высота в холке	0,34 ÷ 0,86	[14, 15, 25, 33, 142]	1955—1959
Обхват груди	0,40 ÷ 0,55	[15, 128, 142]	1954—1959
Отношение обхвата груди к высоте в холке	0,49	[142]	1959
Длина туловища	0,00 ÷ 63	[15, 33, 41]	1955—1960
Глубина груди	0,40 ÷ 0,79	[15, 33]	1955—1958
Остальные промеры (высота грудины и крестца, ширина груди, брюха, в моклоках, в тазобедренных сочленениях, морды; длина зада и морды; обхват пясти)	0,00—0,50	[33]	1958
Оценка экстерьера (в баллах) как показатель конституциональной крепости, величины и качества вымени, общего развития при отъеме и в возрасте 1 года, мясных качеств племенных и убойных животных	0,02 ÷ 0,63	[14, 27, 33, 47, 75, 92, 93, 166, 170, 196]	1952—1959
Пегость	0,90 ÷ 0,95	[21, 41]	1955—1959
Всего у крупного рогатого скота изучалась наследуемость около 70 признаков			
<i>Буйволы</i>			
Удой за лактацию	0,18 ÷ 0,20	[7, 37]	1954—1956
Содержание в молоке жира в килограммах	0,06	[5]	1955

Продолжение сводки

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
в процентах	0,26	[5]	1955
Продолжительность			
лактационного периода	0,10	[37]	1956
сухостойного »	0,02	[37]	1956
межотельного »	0,09	[37]	1956
периода плодоношения	0,00÷0,31	[37, 51]	1955—1956
Возраст первого отела	0,24	[5]	1955
Плодовитость	0,08÷0,13	[6]	1957
<i>Зебу</i>			
Индекс привеса: отношение индивидуальных привесов к среднему привесу по породе	0,33÷0,54	[190]	1955
<i>Лошади</i>			
Резвость	0,10	[14]	1956
<i>Овцы</i>			
Настриг шерсти (грязной)	0,30÷0,50	[1, 4, 41, 69, 143, 167]	1956—1960
Выход чистой шерсти в процентах	0,50÷0,70	[14]	1956
Длина шерсти (высота штапеля)	0,40÷0,55	[41, 63, 69, 143]	1945—1960
Густота шерсти	0,30÷0,40	[143, 152]	1954—1956
Тонина шерсти	0,40÷0,50	[14]	1956
Оброслость головы	0,40÷0,60	[14]	1956
Складчатость кожи на шее или на туловище	0,40÷0,50	[14, 143]	1956
Молочность	0,20÷0,50	[14, 152]	1954—1956
Живой вес ягнят при рождении или отъеме	0,30÷0,40	[14, 63]	1945—1956
в разных возрастах (5—11 мес., 11—17 мес., взрослых животных)	0,04÷0,35	41, 43, 181, 186, 206]	1947—1960
Плодовитость	0,11	[154]	1956
Продолжительность периода плодоношения	0,30÷0,40	[152]	1954 1947—1961
Кроме того, у овец изучалась наследуемость мясных качеств, качества смушка и других признаков		[18, 143, 186, 206]	1947—1961
Всего у овец изучалась наследуемость более 20 признаков			

Продолжение сводки

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
Свиньи			
Живой вес при рождении	0,00÷0,10	[14]	1956
при отъеме	0,10÷0,20	[14,69]	1956
в разных возрастах (150 и 180 дней)	0,20÷0,30	[14,41,191]	1942—1960
Средний суточный привес	0,20÷0,30	[14,70,166,137]	1955—1956
Длина туловища	0,30÷0,70	[14,41,137]	1956—1960
Величина и форма окорока	0,60÷0,70	[14,61,137]	1949—1956
Качество свинины: толщина шпига на спине, на брюхе, плотность сала	0,40÷0,60	[14]	1956
Плодовитость	0,10÷0,40	[14,186]	1947—1956
Число поросят в помете	0,15÷0,25	[41,69]	1956—1960
Оплата корма	0,30÷0,40	[69,137]	1956
Кроме того, у свиней изучалась наследуемость живого веса в 84 дня, мясного типа и других признаков		[67,186]	1944—1947
Куры			
Всего у свиней изучалась наследуемость около 20 признаков			
Яйценоскость за год, зимняя, весенняя, за 300, 365 и 500 дней	0,11÷0,35	[14,41,68,72,69,88,133,205]	1953—1960
Количество яиц, снесенных за разные сроки (в сезоне до 1 января в штуках и в % от сезона: за первые 18 недель до 1 января, за первые 72 недели без 18 зимних недель)	0,14÷0,26	[4,133]	1957
Вес яйца (средний) для яиц, снесенных за год и в марте 1-го года кладки	0,30—0,70	[4,14,41,68,69,72,100,205]	1951—1960
Вес белка яиц	0,20÷0,60	[14]	1956
Вес желтка яиц	0,00÷0,10	[14]	1956
Содержание белка в яйце в процентах	0,17÷0,25	[16]	1954
Толщина скорлупы	0,10÷0,30	[14]	1956
Крепость скорлупы	0,32÷0,56	[79]	1955

Признаки

Возраст снесения яйца
Живой вес в разном возрасте (10 недель осенью)

Жизненность цыплят
Скорость оперения
Возраст половой зрелости
Кроме того, у индеек изучалась наследуемость качества яиц, снесенных в первые 1, 2, 3, 4 месяца, среднего веса яиц, живого веса в 1 мес., скорости роста цыплят

Всего у кур изучалась наследуемость около 15 признаков

Индеек

Яйценоскость за год, первые 30 и 100 дней
Вес яйца
Живой вес в разном возрасте
Плодовитость
Кроме того, у индеек изучалась наследуемость мервов, веса туши, оперяемости, жизненности индюшат

Всего у индеек изучалась наследуемость около 15 признаков

Кролики

Шерстная продуктивность
Шиншилла

Живой вес
Размеры тела
Плодовитость
Норки

Продолжение сводки

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
Возраст снесения первого яйца	0,12÷0,50	[4,41,72,90]	1954—1960
Живой вес в разном возрасте (10 недель, 1 год, осенью)	0,30÷0,52	[14,41,54,72,112,205]	1954—1960
Жизненность цыплят	0,00÷0,10	[41,60,62]	1954—1960
Скорость оперения цыплят	0,20÷0,40	[14]	1956
Возраст половой зрелости	0,20÷0,30	[14,69]	1956
Кроме того, у кур изучалась наследуемость количества яиц, снесенных за первые 1, 2, 3, 4 мес. кладки, среднего веса первых яиц, живого веса в 2 и 4 мес., скорости роста цыплят		[50,72,90,205]	1952—1956
Всего у кур изучалась наследуемость около 40 признаков			
<i>Индейки</i>			
Яйценоскость за год, за первые 30 и 100 дней	0,00÷0,29	[14,16,17,94,114]	1954—1958
Вес яйца	0,42÷0,56	[16,115]	1954—1956
Живой вес в разном возрасте	0,23÷0,59	[26,53,94,113]	1954—1955
Плодовитость	0,30÷0,80	[14]	1956
Кроме того, у индеек изучалась наследуемость промеров, веса туши, оплодотворяемости, жизненности индюшат		[94]	1955
Всего у индеек изучалась наследуемость около 15 признаков			
<i>Кролики</i>			
Шерстная продуктивность	0,70	[14]	1956
<i>Шиншилла</i>			
Живой вес	0,29÷0,64	[87]	1955
<i>Норки</i>			
Размеры тела	0,30	[78]	1955
Плодовитость	0,14	[78]	1955

Признаки	Лимиты показателей наследуемости	Источники	Период публикации
<i>Мыши</i>			
Вес в 6 недель	0,35	[41]	1960
Длина хвоста	0,60	[41]	1960
Число мышат в помете	0,15	[41]	1960
<i>Крысы</i>			
Проявление гена, тормозя- щего образование пиг- мента в волосах	0,40	[41]	1960
Чувствительность яичников к гонадотропному гор- мону	0,35	[41]	1960
Возраст наступления поло- вой зрелости	0,15	[41]	1960
<i>Drosophyla melanogaster</i>			
Длина груди	0,43 ÷ 0,49	[41, 162]	1952—1960
Число щетинок на отдель- ных сегментах брюшка	0,52	[41]	1960
Величина яичников	0,30	[41]	1960
Число яиц, отложенных за 4 дня	0,18	[41]	1960
Кроме того, у дрозофи- лы изучалась наследуе- мость длины крыла, корре- ляции величины тела с яй- ценоскостью и другими при- знаками		[162, 164]	1952—1957
<i>Человек</i>			
Высота	0,58	[41]	1960
Вес	0,58	[41]	1960
Умственные способности	0,50	[41]	1960
Вес при рождении	0,18	[41]	1960
Кроме того, у человека изучалась наследуемость размаха пальцев и длины предплечья		[41]	1960

ПОК

РАЗНООБРА

В любой сводке
обращает на себя
для каждого мно
тельство отмечает
Хорн [69], изучив
«При исследовании
новлены резко раз
ных авторов имеют
наследуемости». И
СССР также полу
одних и тех же хо
зайственных живо
В разных работах
яснения вариации

1) различие в с
2) » в с
3) » эко
4) » в с
5) половые раз
6) ошибки репр
7) » в в
Все эти причины
личие способств
меров. Например, С
тот же период врем
(427 пар матерей и
же 13 отцов) показ
четах по одному сп
0,34. Там же приво

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ

РАЗНООБРАЗИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ

В любой сводке показателей наследуемости прежде всего обращает на себя внимание чрезвычайное их разнообразие для каждого многократно изученного признака. Это обстоятельство отмечается многими исследователями. Например, Хорн [69], изучив многие работы по наследуемости, заявляет: «При исследовании отдельных свойств и признаков были установлены резко различные показатели наследуемости». «У разных авторов имеются значительные расхождения показателей наследуемости». Институтом цитологии и генетики СО АН СССР также получены очень разнообразные показатели для одних и тех же хозяйственно-полезных признаков сельскохозяйственных животных, разводимых в разных стадах.

В разных работах приводятся следующие возможные объяснения вариабильности показателей наследуемости:

- 1) различие в способах расчета этих показателей;
- 2) » в структуре популяций и стад;
- 3) » экологических и зоотехнических условий;
- 4) » в сезонах измерения признака;
- 5) половые различия исследованных животных;
- 6) ошибки репрезентативности;
- 7) » в вычислениях.

Все эти причины имеют неодинаковое значение. Так, различие способов расчета h^2 может достигнуть значительных размеров. Например, Ориоль и Можин [8] изучали удои за один и тот же период времени и получили для одного и того же стада (427 пар матерей и их дочерей, происходящих от одних и тех же 13 отцов) показатель наследуемости удоя, равный при расчетах по одному способу 0,74, по другому 0,67 и по третьему 0,34. Там же приводятся показатели наследуемости, получен-

ные для других признаков при вычислении показателей двумя разными способами для одного и того же стада, в одних и тех же условиях:

	1-й способ	2-й способ
Молочная продукция	0,74	0,34
Обхват груди	0,84	0,30
Высота в холке	0,80	0,39
Длина зада	0,69	0,32
Ширина зада	0,60	0,28
Длина головы	0,46	0,54
Индекс: обхват груди (высота в холке)	0,52	0,14

РАЗЛИЧНОЕ ПОНИМАНИЕ СУЩНОСТИ НАСЛЕДУЕМОСТИ

В основу разных способов расчета положены различные представления авторов о сущности явления наследуемости и о наилучших методах измерения степени его проявления. Некоторые исследователи считают, что наследуемость — это просто прямолинейная корреляция, определяемая или коэффициентами корреляции, или коэффициентами простой прямолинейной регрессии между родственниками: детьми и родителями, полусибсами, полными сибсами, однояйцевыми двойнями.

В настоящее время намечаются другие представления о сущности явления наследуемости. Фальконер [41] так подходит к определению наследуемости: успешный для улучшения популяции выбор производителей (родителей) на основе их фенотипов возможен только на основе знаний связи фенотипа с генотипом по селекционируемым признакам, т. е. величины наследуемости этих признаков.

Хорн [69] считает, что наследуемость — это степень, с которой отклонения признаков обусловлены наследственными задатками, это степень, с которой по фенотипу можно правильно оценить генотип, если, как указывает Хорн, решать задачу, выдвинутую известным советским зоотехником М. Ф. Ивановым: «Надо искать хорошие генотипы среди хороших фенотипов».

Для иллюстрации слабой и сильной наследуемости Хорн дает два графика, на которых сопоставляется ранжированный ряд средних по классам матерей с соответствующим рядом по дочерям для каждого класса матерей (рис. 1).

Эль-Итриби и Аскер [37] определяют наследуемость как часть наблюдаемого разнообразия, которая отражает среднее действие генотипа, Хаверман [616] — как долю наследственной обусловленности признака, Вильгельм [195] — как долю наследственности в свойствах какого-либо семейства.

Эль-Шими [38]
той долей фенотипа
на разнообразием
вания и взаимодей
изучаемой группы
Харвей и Ланг
определяют наслед
ансы к общей фе

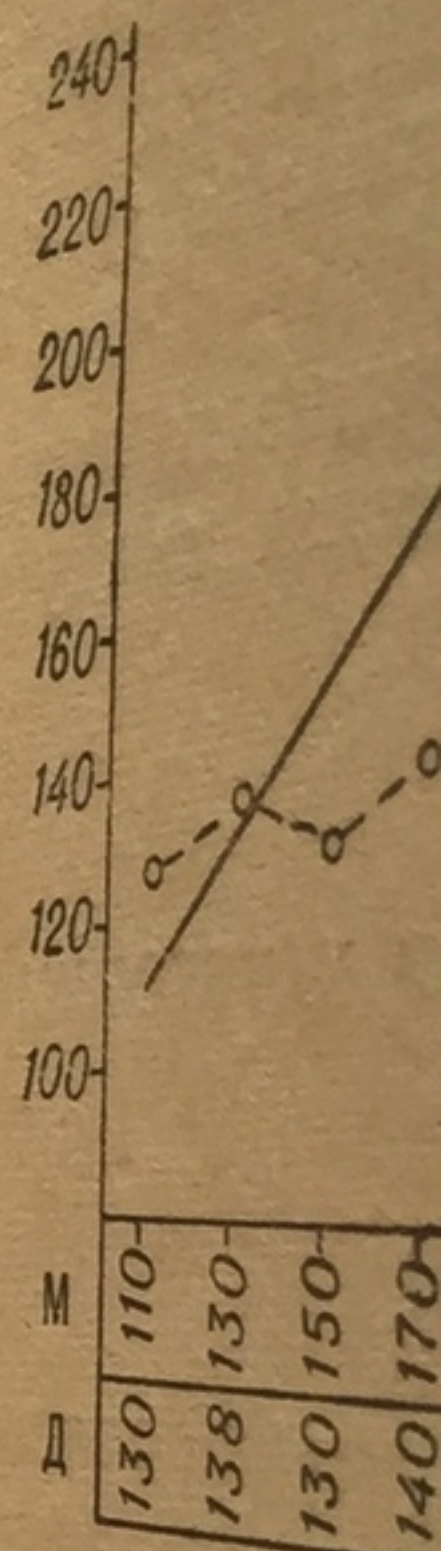


Рис. 1. Разн
(а — яйценоскость,
показаны ранжиро
средние по каждо

Фальконер [41] в
жил разложение фен
считает, что наслед
генетической вариан
фенотипической вари
вариансы к общей фе
тической обусловлен
По мнению Лерн
тривать двойко: в ш
берется вся генетиче
дитивная часть ее.
Беттини [14] счита
вывать просто как от
показателей по стаду.
По Эль-Итриби и Аск
реимостью, и повтор
следуемости.

Эль-Шими [38] считает, что наследуемость определяется той долей фенотипического разнообразия, которая обусловлена разнообразием генотипов, при условии, что нет доминирования и взаимодействия генов и что скрещивания в пределах изучаемой группы происходят в случайном порядке.

Харвей и Лаш [61 а], Кинг и Хендерсон [89], Састри [167] определяют наследуемость как отношение генетической вариации к общей фенотипической вариации признака.

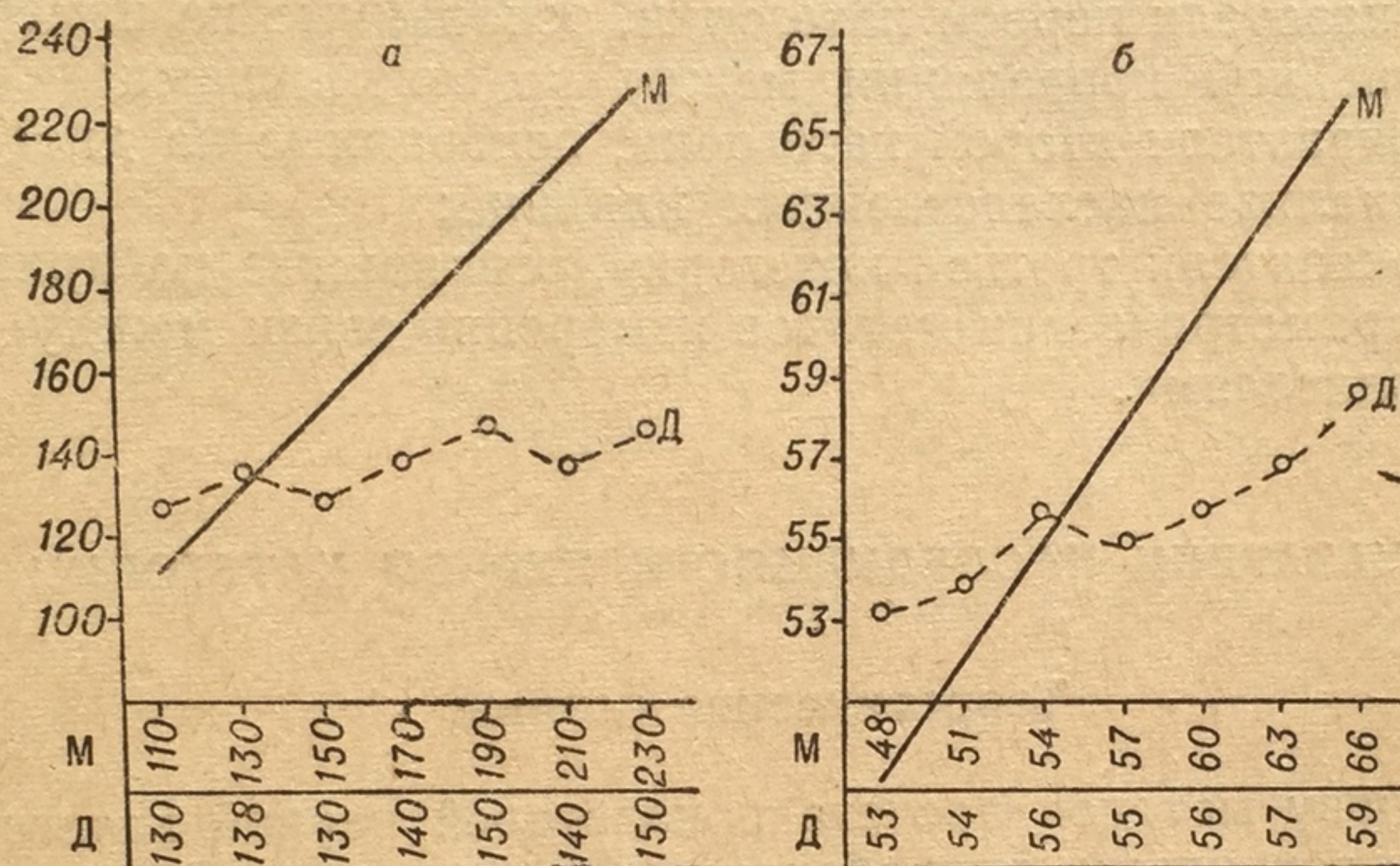


Рис. 1. Разные степени наследуемости, по Хорну
(а — яйценоскость, $h^2=0,31$; б — вес яйца, $h^2=0,65$). Для матерей показаны ранжированные ряды средних по классам, для дочерей — средние по каждому классу матерей (М — матери, Д — дочери).

Фальконер [41] в основу определения наследуемости положил разложение фенотипической вариации второй степени. Он считает, что наследуемость измеряется отношением не всей генетической вариации, а только ее аддитивной части к общей фенотипической вариации. Отношение же всей генетической вариации к общей фенотипической Фальконер называет «генетической обусловленностью признака».

По мнению Лернера [99а], наследуемость можно рассматривать двояко: в широком и узком смысле. В первом случае берется вся генетическая вариация, а во втором — только аддитивная часть ее.

Беттини [14] считает, что «наследуемость можно истолковывать просто как отношение между отклонениями от средних показателей по стаду, наблюдаемыми у детей и их родителей». По Эль-Итриби и Аскеру [37], наследуемость связана с повторяемостью, и повторяемость есть высший предел степени наследуемости.

Вилкоккс, Фау и Бартлет [193], а также Хейл [60] понимают наследуемость как отношение долей выдающихся потомков у хороших и плохих родителей.

Шварц и Уирден [169] разработали непараметрический метод определения наследуемости.

В соответствии с многочисленными различными определениями предложено большое количество различных показателей наследуемости, которые можно свести к трем основным категориям:

- 1) показатели первой категории, основанные на измерении прямолинейной корреляции между родственниками;
- 2) показатели второй категории, основанные на дисперсионном анализе наследственных влияний;
- 3) показатели третьей категории, основанные на применении непараметрических методов измерения связи между детьми и родителями.

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ ПЕРВОЙ КАТЕГОРИИ

Теоретические основы

В основу методов расчета показателей первой категории, наиболее технически разработанных и привычных для исследователей, положено представление о том, что степень наследуемости сказывается в большем или меньшем сходстве детей с родителями и что измерить это сходство можно показателями прямолинейной корреляции.

Впервые корреляционный метод для определения степени сходства детей с родителями применил английский врач, известный ученый-биолог Фрэнсис Гальтон (1822—1911). Он положил начало статистическим методам изучения наследственности и установил понятие корреляции как меры наследственности [49].

Преемником Гальтона в этой области стал английский профессор прикладной математики Карл Пирсон, заложивший основы математического аппарата биологической статистики. В редактируемом им журнале «Биометрика», вместе со своей сотрудницей Ли [140а, 141], он опубликовал огромное количество материалов о корреляциях между различными родственниками по разным признакам у человека и животных.

В этих работах Пирсон поставил задачу количественного изучения наследственности, чтобы предугадывать развитие признака у детей, зная развитие его у родителей. Количественным показателем наследственности (coefficient of heredity) Пирсон предложил считать средний коэффициент корреля-

ции r , определенным
ным в разных усло-
одной определенной

Коэффициенты насле-

Особь

Человек

Рост

Размах пальцев

Длина предплечья

Цвет глаз

Лошадь

Масть

Средние коэффиц

Корреляция

Отцы — сыновья

Отцы — дочери

Матери — сыновья

Матери — дочери

Примечание
на предплечья.

Пирсон повторил по-
казатели корреляции
линии, но ряд получен-
ченных Гальтоном:

По Гальтону
По Пирсону

ции r , определенный по нескольким коэффициентам, полученным в разных условиях для родственников, находящихся в одной определенной степени родства (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Коэффициенты наследственности (r) между детьми и родителями, по К. Пирсону

Особь	r	Число пар	Особь	r	Число пар
<i>Человек</i>			<i>Собака</i>		
Рост	0,51	4886	Такса (размеры) . . .	0,52	823
Размах пальцев . . .	0,49	4873	Борзая (размеры) . . .	0,51	9279
Длина предплечья . .	0,42	4866	<i>Тля</i>		
Цвет глаз	0,50	4000	Отношение частей тела	0,44	368
<i>Лошадь</i>			<i>Дафния</i>		
Масть	0,52	4350	Отношение частей тела	0,47	96

Таблица 2

Средние коэффициенты корреляции между ближайшими родственниками

Корреляция	1—2	2—1	1—3	3—1	2—3	3—2
Отцы — сыновья . .	0,42	0,40	0,37	0,36	0,40	0,40
Отцы — дочери . .	0,42	0,41	0,34	0,38	0,38	0,40
Матери — сыновья . .	0,42	0,39	0,36	0,34	0,35	1,37
Матери — дочери . .	0,43	0,39	0,39	0,32	0,37	0,36

Примечание. 1 — рост, 2 — размах пальцев, 3 — длина предплечья.

Пирсон повторил попытку Гальтона [49] дать обобщенные показатели корреляции между родственниками по восходящей линии, но ряд полученных им показателей отличался от полученных Гальтоном:

	Корреляция			
	дети— родители	дети— деды	дети— прадеды	дети— прапрадеды
По Гальтону	0,5000	0,2500	0,1250	0,0625
По Пирсону	0,6244	0,1988	0,0630	0,0202

При установлении этих коэффициентов наследственности Гальтон шел умозрительным путем: дети получают от каждого из родителей по половине своей наследуемости ($r=0,5$), от каждого деда и бабушки — по одной четверти ($r=0,25$) и т. д. Пирсон же свой ряд коэффициентов наследственности дал на основе обобщения эмпирических материалов, полученных в процессе изучения наследования количественных признаков у человека и некоторых животных.

Работы Пирсона [140а, 141] дали первую ориентировку по вопросу использования родословных при оценке наследственных особенностей животных. Если принять, что степень влияния определяется квадратом коэффициента корреляции, то ряд коэффициентов наследственности Пирсона свидетельствует о слабой вероятности получить внуков, похожих на своих дедов, тем более правнуков, сходных с прадедами:

	Степень генетического влияния
родителей на детей	0,4
дедов на внуков	0,04
прадедов на правнуков	0,004

Кроме того, работы Пирсона интересны в качестве первого подхода к решению проблемы наследования количественных признаков.

Более совершенные методы определения степени влияния наследственности на проявление количественных признаков способами прямолинейной корреляции разработал Райт в 1920—1921 гг. [198, 199]. Он считал, что наблюдаемое фенотипическое разнообразие признака складывается под влиянием двух категорий причин — наследственных и ненаследственных. Если принять сумму всех влияний на признак (его разнообразие) равной единице, то на наследственные влияния придется некоторая доля этой единицы, а на ненаследственные — остальная часть единицы, что можно выразить формулой

$$H + E = 1.$$

Первую долю Райт назвал коэффициентом детерминации признака наследственностью и предложил особый метод расчета этого показателя, т. е. степени влияния наследственности на проявление признака в группе. Он исходил при этом из двух математико-статистических положений:

- 1) степень детерминации признака каждой отдельной причиной равна квадрату коэффициента прямолинейной корреляции между признаком и этой причиной;

2) при независимости причин друг от друга сумма квадратов коэффициентов прямолинейной корреляции всех причин равна единице.

Таким образом, если обозначить коэффициенты прямолинейной корреляции признака с наследственными влияниями символом h , а с ненаследственными символом e , то сумма квадратов этих корреляционных коэффициентов будет равна единице

$$h^2 + e^2 = 1$$

и величина h^2 будет измерять степень влияния наследственности на проявление признака или, точнее, указывать ту долю в общем фенотипическом разнообразии признака, которая отражает разнообразие генетической информации, пришедшей от родителей. В соответствии с этим степень влияния наследственности на проявление признака в этой группе стали называть коэффициентом корреляции между генотипом и фенотипом.

Особенность метода Райта заключается в способе расчета показателя h^2 . Непосредственный расчет величины h , т. е. коэффициента прямолинейной корреляции между разнообразиями фенотипов и генотипов, невозможен, поскольку нет никаких способов непосредственного измерения генотипов. Поэтому Райт предложил обходный путь решения этой задачи, использовав разработанный им же особый метод коэффициентов путей (path coefficient).

Райт считал, что назначение этого метода заключается в соединении предположений о причинной связи явлений с наблюдениями статистических связей между переменными. Этот метод дает возможность определить статистическую связь между признаками через всю цепь влияний, действующих на эти признаки. По схеме коэффициентов путей Райта (рис. 2) можно определить статистическую связь между двумя признаками x и y . Корреляция между x и y равна сумме произведений коэффициентов путей по всей цепи путей

$$r_{xy} = bb' + cc' + br_{BC}c' + cr_{BC}b'.$$

При использовании метода коэффициентов путей Райт принимал, что все связи приближенно прямолинейны и что влияния суммируются в форме простого сложения (аддитивность влияний). Кроме того, было сделано допущение, что коэффициент корреляции между генотипами детей и родителей равен половине: $r_{г. р. д} = +0,5$, что справедливо при указанных выше допущениях для свободно размножающихся популяций.

На основе этих исходных положений Райта можно составить схему наследования признака (рис. 3). На схеме видно, что связь между фенотипами детей и родителей $r_{ф.р.д.}$ определяется одной цепью путей $фр — гр — гд — фд$ и, следовательно, произведением трех коэффициентов корреляции

$$r_{ф.р.д.} = r_{г.ф.} + r_{г.р.д.} + r_{г.ф.}$$

Принимая, что $r_{г.ф.}$ для родителей и детей равны одной и той же величине — корреляции между генотипом и фенотипом:

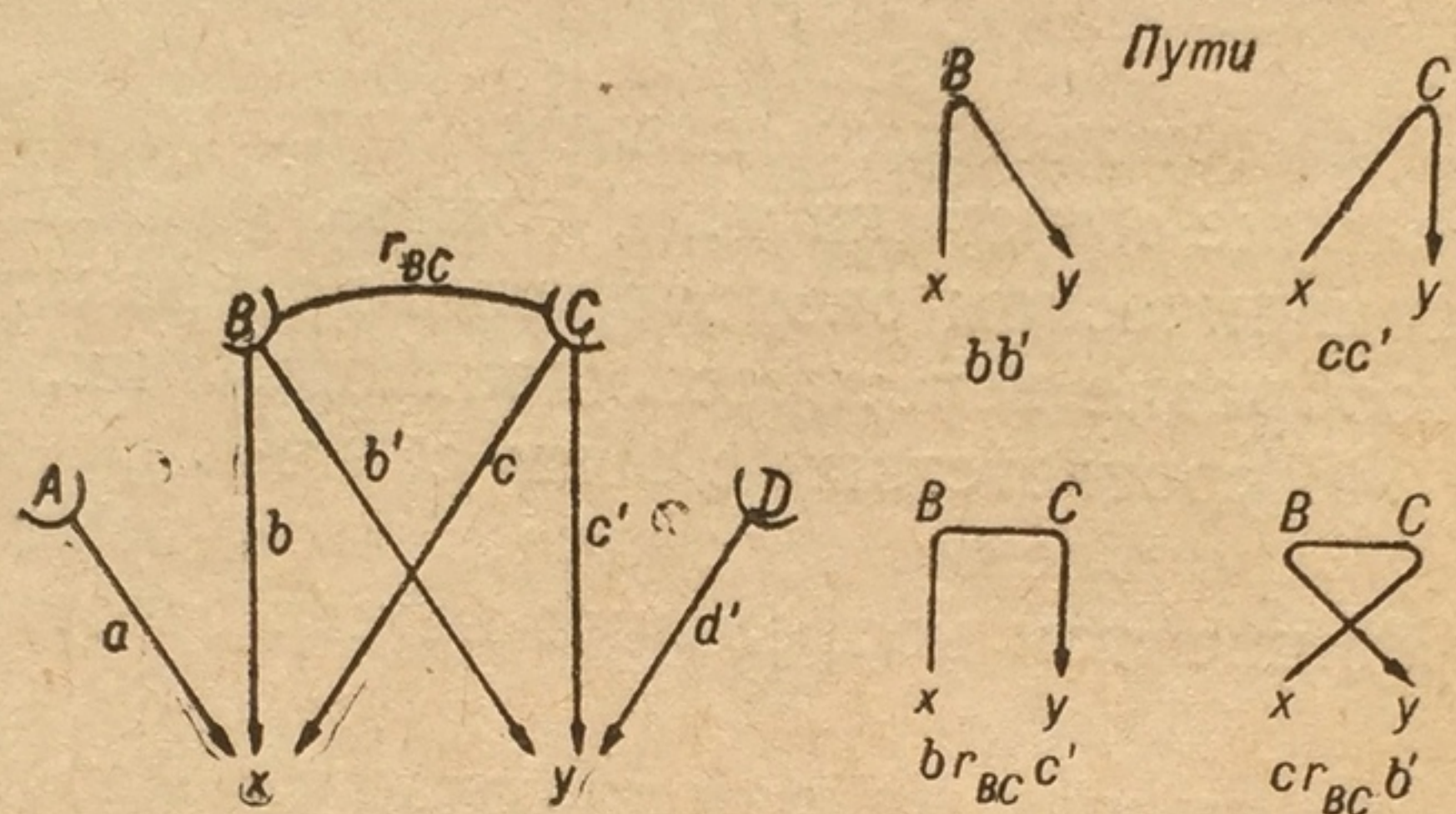


Рис. 2. Схема коэффициентов путей, по Райту.
A и D — влияния, действующие на признаки x и y раздельно; B и C — влияния, действующие на оба признака; a, b, c — коэффициенты корреляции между x и A, B, C; b' , c' , d' — коэффициенты корреляции между y и B, C, D; r_{BC} — коэффициент корреляции между B и C; a, b, c, b' , c' , d' — коэффициенты путей.

$r_{г.ф.р.} = r_{г.ф.д.} = h$ и что генотипическая корреляция при указанных выше условиях $r_{г.р.д.} = +0,5$, имеем $r_{ф.р.д.} = 0,5h^2$, откуда $h^2 = 2r_{ф.р.д.}$.

Следовательно, коэффициент детерминации признака наследственностью, определяющий ту долю общего фенотипического разнообразия, которая отражает влияние генетического разнообразия, или квадрат корреляции между генотипом и фенотипом, равен удвоенному коэффициенту прямолинейной корреляции между фенотипами детей и родителей.

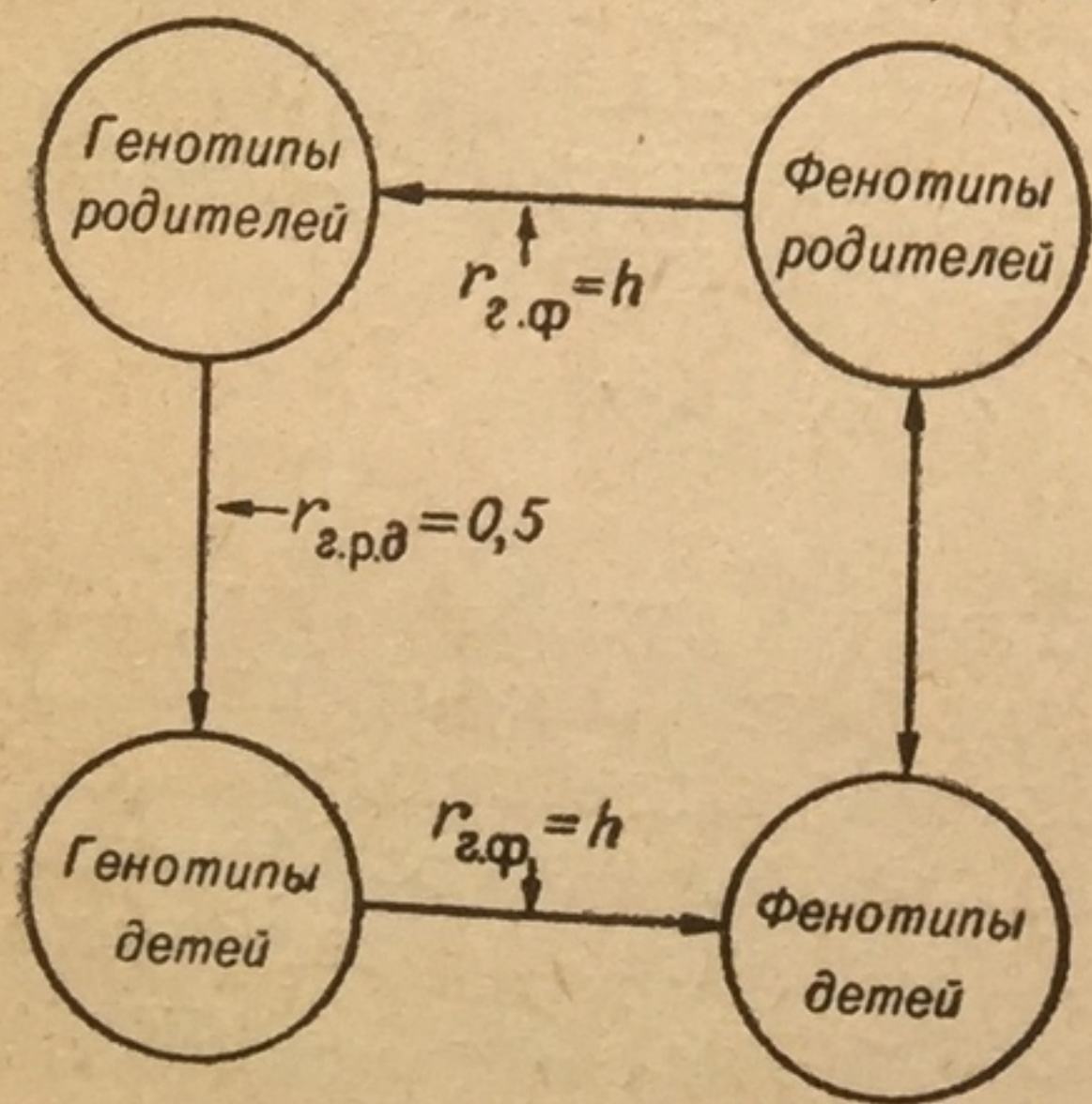


Рис. 3. Схема наследования количественных признаков, по Райту.

$$r_{ф.р.д.} = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,5h^2, h^2 = \frac{2r_{ф.р.д.}}{0,5} = 2r_{ф.р.д.}$$

Этот способ определения величины h^2 был принят многими исследователями, а сама величина h^2 стала называться показателем наследуемости. Требующийся при этом коэффициент корреляции рассчитывается любым биометрическим способом, с разнесением данных по родителям и детям в корреляционную решетку или, если имеются счетные машины, без разнесения (табл. 3).

Таблица 3

Схема расчета коэффициента корреляции и показателя наследуемости

Признак	1	2	3	4	5	n	ΣV	ΣV^2	$C = \Sigma V^2 - \frac{(\Sigma V)^2}{n}$	$\Sigma V_1 V_2$	$\Sigma V_1 \Sigma V_2$
У 5 сыновей	6	7	5	4	8	5	30	190	10	216	1050
У 5 отцов этих сыновей	4	5	9	6	11	5	35	279	34		

$$r = \frac{\Sigma V_1 V_2 - \frac{\Sigma V_1 \Sigma V_2}{n}}{\sqrt{C_1 C_2}} = \frac{216 - \frac{1050}{5}}{\sqrt{10,34}} = \frac{+6}{18,48} = +0,325,$$

$$h^2 = 2r_{c/o} = 2(+0,325) = 0,65.$$

Способы определения некоторых показателей наследуемости

Коэффициент детерминации признака наследственностью, или показатель наследуемости, определяют на основе прямой корреляции различными способами, например:

$h^2 = 2r_{д/м}$ — показатель наследуемости, равен удвоенному коэффициенту корреляции между дочерьми и матерями или между сыновьями и отцами. Это наиболее распространенный способ, употребляемый в двух вариантах. Корреляция между дочерьми и матерями определяется или по всем дочерям и матерям, без составления групп по отдельным отцам, или берется средняя величина из всех $r_{д/м}$, полученных в потомстве каждого отдельного отца.

$h^2 = 2R_{д/м}$ — показатель наследуемости, равен удвоенному коэффициенту регрессии дочерей по матерям или сыновей по отцам, рассчитываемому обычным способом:

$R_{1/2} = \frac{\sigma_1}{\sigma_2} r_{12}$. Если не требуется знать величину обоих

средних квадратических отклонений и коэффициента корреляции, то коэффициент регрессии может быть рассчитан по формуле

$$R_{1/2} = \frac{\sum D_1 D_2}{C_2}, \text{ где } D_1 \text{ и } D_2 \text{ — центральные}$$

отклонения первого и второго коррелируемых признаков; C_2 — дисперсия (сумма квадратов центральных отклонений) по второму признаку, по которому рассчитывается регрессия первого признака: $\sum D_1 D_2 = \sum V_1 V_2 - \frac{\sum V_1 \sum V_2}{n}$.

Для примера, показанного в табл. 3, коэффициент регрессии сыновей по отцам $R_{c/o} = +6/34 = +0,176$ и, следовательно, показатель наследуемости $h^2 = 2R_{c/o} = 2(+0,176) = 0,35$. При этом способе расчета в разобранный пример (см. табл. 3) наследуемость, определенная по регрессии, получила численное выражение (0,35), почти в 2 раза меньшее, чем при определении по коэффициенту корреляции (0,65).

Расчет регрессии при определении показателей наследуемости некоторыми исследователями применяется и в обычном и в усложненном виде. Например, Борен, Мак-Кип и Ямадо [18 а] провели сравнительный анализ точности трех методов определения регрессии как основы для определения показателей наследуемости, предложенных Кэмпсорном и Тандоном: 1) регрессии потомков по родителям, причем качество каждого потомка сопоставляется с качеством его родителя (обычный способ); 2) регрессии средних для всех потомков каждого родителя по качеству родителей; 3) взвешенной регрессии, при которой средняя по потомкам взвешивается числом потомков и предполагаемой величиной коэффициента корреляции между отклонениями от регрессии двух потомков одного отца.

Некоторые исследователи считают, что наследуемость определяется более правильно по коэффициенту регрессии, чем по коэф-

фициенту корреляции. Например, Эль-Шими [38] утверждает, что при оценке наследуемости по удвоенному коэффициенту регрессии дочерей по матерям среди всех потомков всех отцов, без разделения по каждому отцу элиминируется влияние на корреляцию между потомками и родителями неоднородности условий жизни и отклонений от аддитивной схемы наследования вследствие доминирования и эпистазиса.

Кох и Кларк [92] также считают, что регрессионный метод определения наследуемости дает более надежные результаты в популяциях, где родители отбираются, а потомство учитывается полностью без отбора.

$h^2 = 4r_{п/с}$ — показатель наследуемости, равен учетверенному коэффициенту корреляции между полусибсами по отцам или матерям. Для получения этого показателя требуется подобрать пары полусибсов, т. е. пары сыновей или дочерей от одного отца или от одной матери. Если у нескольких родителей, например у отцов, имеется больше чем по два потомка, то по каждому отдельному отцу надо составить все возможные пары между его потомками. Если у отца имеется 3 потомка, то пар будет 3: первый со вторым, первый с третьим и второй с третьим. При 4 потомках будет 6 сопоставлений, при пяти 10 сопоставлений, при n потомках $\frac{n^2 - n}{2}$ сопоставлений

в пары. Коэффициент корреляции рассчитывается по всем парам, составленным по всем отцам.

$h^2 = 2r_{с/с}$ — показатель наследуемости, равен удвоенному коэффициенту корреляции между полными сибсами (происходящими от одной родительской пары). В обычных стадах сельскохозяйственных животных бывает трудно подобрать достаточное количество семей (пар родителей), имеющих 2 и более потомков, появившихся в достаточно близкие годы. Поэтому некоторые исследователи, например Фальконер [41], считают этот способ наименее пригодным для определения наследуемости.

$h^2 = 2(r_{o.д} - r_{c/c.о.д})$ — показатель наследуемости равен удвоенной разности коэффициентов корреляции между однояйцевыми двойнями и между полными сибсами однояйцевых двоен. Некоторые результаты применения этого способа, предложенного Фальконером [41], приведены ниже.

Коэффициенты корреляции между

	однояйцевыми двойнями	полными сибсами однояйцевых двоен	удвоенная разность коэффициентов корреляции
Человек			
Высота	0,93	0,64	0,58
Вес	0,92	0,63	0,58
Умственное развитие	0,88	0,63	0,50
Вес при рождении	0,67	0,58	0,18
Крупный рогатый скот			
Удой за 1 лактацию	0,91	0,65	0,52
Количество молочного жира в удое	0,90	0,51	0,78
Процент жира в молоке	0,95	0,86	0,18
Вес в возрасте 4 мес.	0,83	0,78	0,10
Длина тела в 4 мес.	0,75	0,62	0,26

Фальконер предупреждает, что этот способ дает верхний предел возможной степени наследуемости, если отсутствует неаддитивное генетическое разнообразие и если не было осложнений, вызванных общим кровотоком.

Описываемый способ разработан для замены более простого способа, по которому за показатель наследуемости принимался просто коэффициент корреляции между однояйцевыми двойнями $h^2 = r_{o.д}$.

Показатель наследуемости может определяться таким способом только при случайном подборе родительских пар, совершенно невозможном в обычных условиях практической селекции животных, и особенно в семьях человека.

Сравнительная оценка способов определения показателей наследуемости

Сравнительную оценку способов определения показателей наследуемости на основе прямолинейных корреляций дал Лаш [104] в своем докладе на седьмом международном генети-

ческом конгрессе в Эдинбурге. Он выступил со следующими тезисами по этому вопросу.

Корреляция между отцами и потомками приемлема, особенно когда есть возможность учесть паратипические корреляции. Корреляция между матерями и потомками в потомстве отдельных отцов — наиболее приемлемый путь автоматического элиминирования большинства паратипических корреляций и отклонений от системы случайных скрещиваний при определении степени наследуемости признака, хотя могут остаться неучтенными различия групп матерей по отдельным отцам.

Если родители хорошо отобраны, вместо корреляции может быть использована регрессия потомков по родителям.

Корреляция полных сибсов учитывает некоторую часть отклонений, вызванных доминированием, и имеет тенденцию быть более зависимой от общего влияния условий жизни, чем корреляция между детьми и родителями.

Корреляция полусибсов по отцам вообще более показательна, чем полусибсов по матерям, так как полусибсы по матери имеют повышенное сходство, вызванное общими условиями эмбрионального и подсосного периодов.

Родственники более удаленные, чем полусибсы, менее пригодны для определения наследуемости, так как при этом коэффициенты корреляции обычно незначительно превышают свои ошибки репрезентативности.

На это обстоятельство указывает и Эль-Шими [38]; он считает, что оценивать наследуемость следует на основе корреляций только между близкими родственниками, поскольку при более дальних родственниках сильно возрастают ошибки репрезентативности выборочных показателей наследуемости.

Фальконер [41] также дает следующую сравнительную характеристику способов определения наследуемости на основе анализа прямолинейной корреляции между родственниками ($h^2 = 2R$ потомков по одному родителю, $h^2 = R$ потомков по средней для обоих родителей, $h^2 = 4r$ между полусибсами, $h^2 < 2r$ между полными сибсами):

1) корреляция между полусибсами и регрессия потомков по отцам — наиболее надежные методы определения наследуемости;

2) регрессия потомков по матерям имеет тенденцию к завышению показателей наследуемости вследствие влияния материнского организма, как это выявлено по отношению к величине тела многих млекопитающих;

3) наименее надежный способ определения наследуемости — на основе корреляции между полными сибсами. Для признаков, не подверженных влиянию материнского организма и паратипическому воздействию междугрупповой изменчи-

вости, корреляция между полными sibсами дает примерно такие же результаты, как и другие способы определения наследуемости.

Экспериментальная проверка пригодности показателей наследуемости

Лаборатория генетических основ селекции животных Института цитологии и генетики СО АН СССР исследовала свойства показателей наследуемости первой категории в сравнении с некоторыми другими показателями, основанными на других принципиальных основах. Изучались свойства двух основных показателей первой категории: $h^2 = 2r_{д/м}$ и $h^2 = 2R_{д/м}$ в сравнении с одним показателем второй категории, получаемым на основе дисперсионного анализа: $h^2 = \sigma_y^2 / \sigma_\phi^2$.

Показатели наследуемости изучались по матерям в потомстве отдельных производителей. Определялись коэффициент корреляции и коэффициент регрессии дочерей по матерям и показатель влияния матерей на фенотипическое разнообразие дочерей в потомстве каждого отца. Первые два коэффициента удваивались для получения первых двух показателей наследуемости, третий показатель брался без изменений в качестве показателя наследуемости второй категории.

Результаты сравнительного анализа средних величин и лимитов показателей наследуемости основных признаков крупного рогатого скота и овец в племенных стадах Новосибирской области и Алтайского края показаны в табл. 4. Показатели наследуемости первой категории приведены в допустимых пределах: имевшие отрицательную величину при указании лимитов считались равными наименьшему возможному значению — нулю, превышавшие единицу (или 100%) приравнивались максимально возможной величине — единице (или 100%). При расчетах средних значений показателей (по всем производителям одного хозяйства) суммировались неизменные показатели наследуемости — как положительные, так и отрицательные, как превышавшие, так и не превышавшие единицу.

Для показателя наследуемости второй категории все полученные значения не выходили за допустимые границы и поэтому приведены в табл. 4 без изменений.

Сравнительный анализ достаточно определенно указывает на очень большую изменчивость показателей наследуемости, основанных на измерении прямолинейной корреляции между родственниками. По большинству племенных стад показатели наследуемости по матерям для отдельных отцов колебались в максимально возможных границах — от 0 до 100%. Фактически эти границы были значительно больше, так как во всех

Средние вел

Хозяйство

Жирномолочность

Опыт. х-во Сиб-
НИИЖа
Первомайский
Покровский
Троицкий
Алейский
Косихинский

Обильномолочность

Оп. хоз. Сиб-
НИИЖа
Первомайский
Покровский
Троицкий
Алейский
Косихинский

Настриг шерсти
К/х «Страна Советов»

Живой вес в
возрасте 1 года
К/х «Страна Советов»

Примечания
которых изучалась
пар лактаций (доч

стадах полученных
Эта исследова
нени показате
вильном и без
непонятные и н
вании же друго

Таблица 4

Средние величины (M) и лимиты (\lim) показателей наследуемости

Хозяйство	s	N	Показатели наследуемости, %					
			$h^2 = 2r_{\text{д/м}}$		$h^2 = 2R_{\text{д/м}}$		$h^2 = \sigma_{\varphi}^2 / \sigma_{\gamma}^2$	
			M	\lim	M	\lim	M	\lim

Крупный рогатый скот

<i>Жирномолочность</i>								
Опыт. х-во Сиб-НИИЖа	19	902	18	0 ÷ 100	3	0 ÷ 100	34	2 ÷ 66
Первомайский с/х	23	2773	6	0 ÷ 100	7	0 ÷ 84	21	1 ÷ 67
Покровский »	30	4306	19	0 ÷ 100	23	0 ÷ 100	12	0 ÷ 49
Троицкий »	21	1335	42	0 ÷ 100	59	0 ÷ 100	21	1 ÷ 52
Алейский »	35	2169	25	0 ÷ 100	29	0 ÷ 100	20	2 ÷ 68
Косихинский »	19	1295	12	0 ÷ 100	20	0 ÷ 100	12	0 ÷ 43
<i>Обильномолочность</i>								
Оп. хоз. Сиб-НИИЖа	17	4611	12	0 ÷ 100	20	0 ÷ 100	12	3 ÷ 50
Первомайский с/х	26	2790	12	0 ÷ 100	11	0 ÷ 100	12	0 ÷ 56
Покровский »	30	4306	6	0 ÷ 100	5	0 ÷ 100	16	0 ÷ 68
Троицкий »	15	4675	-1	0 ÷ 50	-1	0 ÷ 57	12	0 ÷ 33
Алейский »	22	4142	-2	0 ÷ 50	-4	0 ÷ 59	13	3 ÷ 47
Косихинский »	13	1981	23	0 ÷ 38	21	0 ÷ 99	13	0 ÷ 42

Овцы

<i>Настриг шерсти</i>								
К/х «Страна Советов»	12	700	23	0 ÷ 55	20	0 ÷ 51	30	8 ÷ 60
<i>Живой вес в возрасте 1 года</i>								
К/х «Страна Советов»	17	700	41	0 ÷ 100	28	0 ÷ 100	42	8 ÷ 85

Примечание. s — число производителей хозяйства, в потомстве которых изучалась наследуемость по матерям; N — число исследованных пар лактаций (дочь — мать).

стадах получены и отрицательные и превышающие 100% значения (табл. 5).

Это исследование показало, что при практическом применении показателей наследуемости первой категории (при правильном и безошибочном вычислении) нередко получают непонятные и ничего не означающие значения. При использовании же другого принципа (дисперсионный анализ наслед-

Таблица 5

Количество отрицательных и превышающих 100% показателей наследуемости, полученных по общепринятой методике

Признаки	Всего получено показателей	Из них выходят за пределы $h^2 < 0$; $h^2 > 100$					
		$h^2 = 2r_{д/м}$		$h^2 = 2R_{д/м}$		$h^2 = \frac{\sigma_y^2}{\sigma_\varphi^2}$	
		число	%	число	%	число	%
Жирномолочность	147	46	31	50	34	0	0
Обильномолочность	123	43	35	40	32	0	0
Настриг шерсти	12	2	17	2	17	0	0
Живой вес овец	17	5	29	5	29	0	0
По всем признакам	299	96	32	97	32	0	0

ственных влияний) таких непонятных и бесполезных показателей наследуемости никогда не получается.

Столь же разнообразны и полученные средние характеристики наследуемости по 6 изученным для этих целей совхозам:

	$h^2 = 2r_{д/м}$	$h^2 = 2R_{д/м}$	$h^2 = \frac{\sigma_y^2}{\sigma_\varphi^2}$
Жирномолочность	6 ÷ -42	3 ÷ -59	12 ÷ 29
Обильномолочность	-2 ÷ 23	-4 ÷ 21	12 ÷ 22

Наибольшая средняя была больше наименьшей для показателей первой категории в 7 ÷ 20 раз, второй категории — примерно в 2 раза.

Учет породности и условий жизни

Чтобы при анализе изменчивости показателей наследуемости учесть влияние разных пород и разных хозяйственных условий, были подобраны в каждом совхозе однопородные группы, для каждой из них в потомстве отдельных производителей определены показатели наследуемости по матерям и затем взяты средние значения из всех показателей, полученных по отдельным отцам, в пределах каждой породной группы, в каждом совхозе (табл. 6).

Оказалось, что средние характеристики наследуемости для одного и того же признака достаточно разнообразны и в пределах одной породной группы, и в одном и том же совхозе. Но по обильномолочности в отличие от жирномолочности средние показатели наследуемости колебались в меньшей степени. В Косихинском совхозе очень близкие показатели получены для симменталов и гибридов яка, в опытном хозяйстве

Таблица 6

Разнообразие средних величин показателя наследуемости первой категории $h^2 = 2r_{д/м}$ по разным породным группам в разных племенных стадах

Породные группы	Совхозы					
	опыт. хозяйство Сиб-НИИЖа	Первомайский	Покровский	Троицкий	Алейский	Косихинский
<i>Жирномолочность</i>						
Чернопестрая	0,84	0,34	—	—	—	—
Симментальская	0,38	—	0,32	0,52	0,62	0,42
Красная горбатовская	—	0,60	—	—	—	—
Костромская	—	—	—	—	0,70	—
Гибриды яка	—	—	—	—	—	0,32
<i>Обильномолочность</i>						
Чернопестрая	0,30	0,42	—	—	—	—
Симментальская	0,34	—	0,38	0,32	0,40	0,44
Красная горбатовская	—	0,58	—	—	—	—
Костромская	—	—	—	—	0,30	—
Гибриды яка	—	—	—	—	—	0,48

Таблица 7

Разнообразие средних значений показателя наследуемости второй категории $h^2 = \sigma_r^2 / \sigma_\phi^2$ по разным породным группам в разных племенных стадах

Породные группы	Совхозы					
	опыт. х-во Сиб-НИИЖа	Первомайский	Покровский	Троицкий	Алейский	Косихинский
<i>Жирномолочность</i>						
Чернопестрая	0,38	0,14	—	—	—	—
Симментальская	0,15	—	0,13	0,21	0,27	0,17
Красная горбатовская	—	0,25	—	—	—	—
Костромская	—	—	—	—	0,30	—
Гибриды яка	—	—	—	—	—	0,11
<i>Обильномолочность</i>						
Чернопестрая	0,12	0,17	—	—	—	—
Симментальская	0,14	—	—	0,13	0,16	0,18
Красная горбатовская	—	0,25	—	—	—	—
Костромская	—	—	0,15	—	0,12	—
Гибриды яка	—	—	—	—	—	0,19

СибНИИЖа — для чернопестрых и симментальских помесей. Не очень большая разница была между средними показателями наследуемости обильномолочности для чернопестрой и красной горбатовской породных групп в Первомайском совхозе. Но все же для одних и тех же признаков с учетом породы и хозяйства средние показатели достаточно различны:

по жирномолочности от 0,32 до 0,84;

по обильномолочности от 0,30 до 0,58.

Значительное разнообразие средних значений по породным группам и по отдельным племенным стадам не есть отличительное свойство показателей наследуемости первой категории. Показатели второй категории также, хотя и в меньшей степени, разнообразны в своих частных средних характеристиках (табл. 7).

Таким образом, многочисленные работы по вопросам наследуемости, проведенные в Институте цитологии и генетики СО АН СССР, подтвердили мнение многих зарубежных ученых о сильной колеблемости показателей наследуемости вообще и в особенности показателей первой категории, основанных на измерении прямолинейной корреляции между родственниками.

Проверка теоретических основ

В основу показателей наследуемости ($h^2 = 2r_{д/м}$; $h^2 = 2 R_{д/м}$ и т. д.) положено представление о прямолинейной корреляции между родственниками и о том, что генетическая корреляция между родителями и детьми равна +0,5. Оба положения не оправдываются на практике: корреляция между родителями и детьми не всегда прямолинейна, а генетическая корреляция между смежными поколениями часто не равна +0,5.

Схема нахождения генетических корреляций показана в табл. 8—10. Образование структуры генотипов детей, полученных от свободного скрещивания сбалансированных по одному гену популяций отцов и матерей, см. табл. 8. Под сбалансированными популяциями понимались такие, в которых соотношение особей с генотипами АА, Аа и аа соответствует формуле Гарди

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa,$$

где p и q — доли аллелей A и a , причем $p + q = 1$.

Определение корреляции между дочерьми и матерями в потомстве всех отцов см. в табл. 9. Частоты корреляционной решетки взяты из табл. 8. Например, от матерей АА (верхняя строка табл. 8) получены дочери АА и Аа с вероятностями

Схема ра
между дет
сбалансиро

♂

♀

AA (p^2)

Aa ($2pq$)

aa (q^2)

Корреляция между

М \ Д	aa	Aa	AA
AA	—	p^2q^2 p^3q	p^4 p^3q
Aa	pq^3 p^2q^2	pq^3 $2p^2q^2$ p^3q	p^2q^2 p^3q
aa	q^4 pq^3	pq^3 p^2q^2	—
n_m	q^2	$2pq$	p^2

$$r_{д/м} = \frac{2pq + 2pq - 2pq}{2\sqrt{2pq \cdot 2pq}} =$$

$$R_{д/м} = \frac{2pq + 2pq - 2pq}{2 \cdot 2pq} =$$

Таблица 8

Схема расчетов коэффициентов генетической корреляции между детьми и родителями в свободно размножающихся сбалансированных популяциях (получение поколения детей)

♀ \ ♂	aa (q^2)	Aa ($2pq$)	AA (p^2)
AA (p^2)	p^2q^2 Aa	p^3q AA p^3q Aa	p^4 AA
Aa ($2pq$)	pq^3 Aa pq^3 aa	p^2q^2 AA $2p^2q^2$ Aa p^2q^2 aa	p^3q AA p^3q Aa
aa (q^2)	q^4 aa	pq^3 Aa pq^3 aa	p^2q^2 Aa

Таблица 9

Корреляция между генотипами дочерей и матерей в потомстве всех отцов (частоты из табл. 8)

Д \ М	aa	Aa	AA	n_d	p^2	0	n_d	pq	0	М	Д	d
AA	—	p^2q^2 p^3q	p^4 p^3q	p^2	p^2	—	pq	pq	—	S_1	$p^2 - q^2 =$ $= p - q$	$p - q$ 0
Aa	pq^3 p^2q^2	pq^3 $2p^2q^2$ p^3q	p^2q^2 p^3q	$2pq$	—	—	$p^2 + q^2$	—	—	$\frac{S_1^2}{n}$	$(p - q)^2$	$(p - q)^2$ 0
aa	q^4 pq^3	pq^3 p^2q^2	—	q^2	q^2	—	pq	pq	—	S_2	$p^2 + q^2$	$p^2 + q^2$ $2pq$
n_m	q^2	$2pq$	p^2	1	q^2	0	1	pq	0	C	$2pq$	$2pq$ $2pq$

$$r_{д/м} = \frac{2pq + 2pq - 2pq}{2\sqrt{2pq \cdot 2pq}} = \frac{+2pq}{2 \cdot 2pq} = +0,5;$$

$$R_{д/м} = \frac{2pq + 2pq - 2pq}{2 \cdot 2pq} = \frac{2pq}{4pq} = +0,5.$$

Частоты n_d по диагоналям:

$$p^2q^2 + p^3q + pq^3 + p^2q^2 = pq;$$

$$p^4 + p^3q + pq^3 + 2p^2q^2 + p^3q + q^4 + pq^3 = p^2 + q^2;$$

$$p^2q^2 + p^3q + pq^3 + p^2q^2 = pq.$$

Таблица 10
Корреляция между генотипами дочерей и матерей в потомстве отцов — гомозиготов (частоты из столбца АА табл. 8)

Д \ М	aa	Aa	AA	n_d	p^3	0	n_d	p^2q	0		М	Д	d
AA	—	p^3q	p^4	p^3	p^3	—	p^2q	p^2q	—	S_1	$p^2(p - q)$	p^3	p^2q
Aa	p^2q^2	p^3q	—	p^2q	—	—	p^3	—	—	S_1^2	$p^4(p - q)^2$	p^6	p^4q^2
aa	—	—	—	0	0	—	0	0	—	S_1^2	$p^2(p - q)^2$	p^4	p^2q^2
n_m	p^2q^2	$2p^3q$	p^4	p^2	0	0	p^2	0	0	S_2	$p^2q^2 + p^4$	p^3	p^2q
p^2q^2	p^2q^2	—	p^4	p^4	Частоты по диагоналям $p^3q + p^2q^2 = p^2q$; $p^4 + p^3q = p^3$								
0	—	—	—	0									
										C	$2p^3q$	p^3q	p^3q

$$r_{д/м} = \frac{2p^3q + p^3q - p^3q}{2\sqrt{2p^3q \cdot p^3q}} = \frac{+p^3q}{\sqrt{2 \cdot p^3q}} = \frac{+1}{\sqrt{2}} = +0,707;$$

$$R_{д/м} = \frac{2p^3q + p^3q - p^3q}{2 \cdot 2p^3q} = \frac{+p^3q}{2p^3q} = \frac{+1}{2} = +0,5.$$

соответственно $(p^3q + p^4)$ и $(p^2q^2 + p^3q)$. Эти частоты и проставлены в табл. 9 в столбце матерей АА и в двух строках дочерей — АА и Аа. Подобным образом получены и все остальные частоты табл. 9.

Коэффициент корреляции можно рассчитать по способу сумм, по формуле

$$r = \frac{C_m + C_d - C_d}{2\sqrt{C_m \cdot C_d}},$$

где C_m , C_d , C_d — суммы квадратов центральных отклонений по ряду матерей (суммирование по столбцам), по ряду дочерей (суммирование по строкам) и по ряду разностей (суммирование по диагоналям от угла наибольших значений генотипа матерей и дочерей к углу наименьших значений). Величи-

на С для мат
единой форму.

где S_1 и S_2 —
ботке рядов с
При суммир
р и q — это вер
что сумма $p + q$
значительно уг

$p^2 - q^2$

$p^2 + 2pq + q^2$

$p^2q^2 +$

Подобным о
реляции для лю
блого числа хро
В. Б. Сутягиной
ди- и тригибри
коэффициентов
матерями при р
цов и группы м
ты корреляции

Коэффици
в трет

Ма

Популяци
Все, кроме
Средние
Лучшие
Худшие

Очевидно, за
стоянным значе
тех непонятных
первой категори

на C для матерей, дочерей и разностей рассчитывалась по единой формуле

$$C = S_2 - \frac{S_1^2}{n},$$

где S_1 и S_2 — первые и вторые суммы, получаемые при обработке рядов способом сумм.

При суммировании частот следует помнить, что величины p и q — это вероятности появления гамет с аллелями A и a и что сумма $p+q=1$. При этом условии многие суммы частот значительно упрощаются. Например:

$$p^2 - q^2 = (p+q)(p-q) = 1(p-q) = p-q;$$

$$p^2 + 2pq + q^2 = (p+q)^2 = 1^2 = 1; \quad p^4 + p^3q = p^3(p+q) = p^3;$$

$$p^2q^2 + 2p^3q + p^4 = p^2(q^2 + 2pq + p^2) = p^2 \text{ и т. д.}$$

Подобным образом можно рассчитать прямолинейные корреляции для любого генотипического состава отцов и для любого числа хромосомных локусов. Сотрудницей института В. Б. Сутягиной были составлены генетические модели моно-, ди- и тригибридных скрещиваний с последующим расчетом коэффициентов генетической корреляции между дочерьми и матерями при различной генотипической структуре группы отцов и группы матерей. Ею получены следующие коэффициенты корреляции (табл. 11).

Таблица 11

Коэффициенты корреляции между дочерьми и матерями в третьем поколении тригибридного скрещивания

<div style="display: inline-block; transform: rotate(-45deg);"> Отцы Матери </div>	Полные гомозиготы	Неполные гомозиготы и неполные гетерозиготы	Полные гетерозиготы
Популяция	0,71	0,55 ÷ 0,61	0,50
Все, кроме худших	0,63	0,49 ÷ 0,54	0,43
Средние	0,51	0,40 ÷ 0,44	0,34
Лучшие	0,44	0,34 ÷ 0,38	0,26
Худшие	0,44	0,34 ÷ 0,38	0,26

Очевидно, замена всего разнообразия значений одним постоянным значением $r = +0,5$ и есть одна из причин появления тех непонятных и бесполезных показателей наследуемости первой категории, которые получаются при постоянном удваи-

вании коэффициентов прямолинейной корреляции. Эта причина может привести к завышению показателей наследуемости и к занижению их (и нет никаких способов узнать, завышен показатель или занижен), но не может привести к появлению отрицательных показателей наследуемости.

Появление отрицательных показателей обусловлено, по-видимому, малочисленностью подопытного материала и таким случайным подбором особей, при котором у лучших родителей были не лучшие дети. Кроме того, как показали исследования З. С. Никоро, отрицательная корреляция между фенотипами детей и родителей (по которой определяются показатели наследуемости) может возникнуть при некоторых случаях сверхдоминирования.

Особые свойства показателя наследуемости $h_2 = 2R_{д/м}$

Среди показателей наследуемости первой категории есть один, особый по своим свойствам. Это показатель, равный удвоенному коэффициенту прямолинейной регрессии $h^2 = 2R_{д/м}$, обладающий удивительным постоянством и не изменяющийся даже в тех случаях, когда все остальные показатели первой категории явно меняют свою величину. Расчет генетических моделей (см. табл. 11) выявил сильную зависимость коэффициента корреляции от генотипической структуры группы отцов и группы матерей. Если для этих же моделей рассчитать коэффициенты регрессии по обычной формуле $R_{2/1} = \frac{\sigma_2}{\sigma_1} r_{12}$, причем взять те же коэффициенты корреляции, то во всех случаях, приведенных в табл. 11, получится одно и то же значение коэффициента регрессии:

Матери	О т ц ы		
	полные гомозиготы	неполные гомозиготы и неполные гетерозиготы	полные гетерозиготы
Популяция	0,5	0,5	0,5
Все, кроме худших	0,5	0,5	0,5
Средние	0,5	0,5	0,5
Лучшие	0,5	0,5	0,5
Худшие	0,5	0,5	0,5

Дополнительные исследования показали, что коэффициент прямолинейной регрессии, по которому определяется показатель наследуемости, не реагирует на изменения всех видов разнообразия, кроме разнообразия генетической информации, пришедшей от поколения родителей. Это интересное явление иллюстрируется схемами I, II, III и IV (рис. 4).

В этих схемах
формации приня
для разных клас
(расщепление, г
аддитивной схем

Д	М	2	4
10			
9			
8			1
7	1	2	
6	1	3	
5	1	5	
4	1	1	
3			
2			
1			
М _д	5,50	5,75	6

Д	М	2	4
10			
9			
8			
7			
6			1
5			2
4	1	3	
3	1	5	
2	1	1	
1	1		
М _д	2,50	3,75	5

Рис. 4. Пост
сии при неиз

$$1 - r = +0,25, \text{ A}$$

меньший разброс
но характеризует
чивые.

Сравнение схем
меньше уменшен
брос частот), но п
в схеме I ряд ча
в схеме II этот р

В этих схемах за показатель разнообразия генетической информации принято разнообразие частных средних по дочерям для разных классов матерей. Остальные виды разнообразия (расщепление, разнообразие условий жизни, отступления от аддитивной схемы образования фенотипов) дают больший или

I					
Д \ М	2	4	6	8	10
10					
9					
8		1	1	1	1
7	1	2	3	5	1
6	1	3	10	3	1
5	1	5	3	2	1
4	1	1	1	1	
3					
2					
1					
M_D	5,50	5,75	6,00	6,25	6,50

II					
Д \ М	2	4	6	8	10
10					
9					
8					
7		3	4	6	2
6	2	3	10	3	2
5	2	6	4	3	
4					
3					
2					
1					
M_D	5,50	5,75	6,00	6,25	6,50

III					
Д \ М	2	4	6	8	10
10					
9					1
8				1	1
7			1	5	1
6		1	3	3	1
5		2	10	2	
4	1	3	3	1	
3	1	5	1		
2	1	1			
1	1				
M_D	2,50	3,75	5,00	6,25	7,50

IV					
Д \ М	2	4	6	8	10
10					
9					
8					2
7				6	2
6			4	3	
5		3	10	3	
4		3	4		
3	2	6			
2	2				
1					
M_D	2,50	3,75	5,00	6,25	7,50

Рис. 4. Постоянство коэффициента прямолинейной регрессии при неизменном разнообразии генетической информации.

I — $r = +0,25$, $R = +0,125$; II — $r = +0,34$, $R = +0,125$; III — $r = +0,79$, $R = +0,625$; IV — $r = +0,88$, $R = +0,625$.

меньший разброс частот по корреляционному полю, что обычно характеризует признаки как сильно- или слабоизменчивые.

Сравнение схем I и II показывает, что в схеме II значительно уменьшена изменчивость признака (явно меньший разброс частот), но генетическое разнообразие осталось таким же: в схеме I ряд частных средних 5,50—5,75—6,00—6,25—6,50 и в схеме II этот ряд точно такой же: 5,50—5,75,—6,00—6,25—

6,50. При этом коэффициент корреляции увеличился с 0,25 до 0,34, а коэффициент регрессии остался неизменным: 0,125—0,125. Это постоянство определяется тем обстоятельством, что в схемах I и II изменение частных средних по дочерям, приходящееся на единицу изменения признака у матерей, совершенно одинаково: на схеме I $\frac{6,50 - 5,50}{8} = 0,125$ и на схеме II $\frac{6,50 - 5,50}{8} = 0,125$. А эта величина и есть коэффициент прямолинейной регрессии.

Подобное же сравнение схемы III с IV, I с III и II с IV показывает, что коэффициент регрессии изменяется только при изменении генотипического разнообразия и не зависит от степени изменчивости самого признака. Все четыре возможных сравнения схем рис. 4 сведены в табл. 12.

Таблица 12

Свойство коэффициента регрессии, по которому определяется показатель наследуемости

Генотипическое разнообразие	Изменчивость признака	
	сильная	слабая
Слабое	Схема I $R = 0,125$ $r = 0,25$	Схема II $R = 0,125$ $r = 0,34$
Сильное	Схема III $R = 0,625$ $r = 0,79$	Схема IV $R = 0,625$ $r = 0,80$

характеристикой степени генотипического разнообразия исследуемой группы родителей, по которым определяется регрессия детей. А от степени генетического разнообразия зависит эффективность племенного отбора; среди одинаковых по генотипу особей отбор не дает изменения признака в желаемом направлении.

Но имея указанные особые свойства, показатель наследуемости, определенный по коэффициенту прямолинейной регрессии, все же обладает всеми недостатками, присущими показателям наследуемости первой категории: сильной колеблемостью под влиянием еще не вскрытых причин разностороннего, но не компенсированного действия, появлением отрицательных и превышающих 100% значений.

Этими же недостатками обладают и редко используемые показатели наследуемости, определяемые по корреляции меж-

ду полусибс
Показатели,
ми, имеют, и
числяются
циента корр
4 раза и все
корреляцион
ки точности
ние ошибок
происходит
по корреляц
сибсами.

Всего пр
наследуемос

$h^2 = 2r_{д/м}$
дочерьми и
лями;

$h^2 = 4r_{п/д}$
ду полусибс

$h^2 = 2r_{с/д}$
полными сиб

$h^2 = 2(r_{о/д} + r_{о/м})$
фициентом

коэффициент
двоен;

$h^2 = 2R_{д/м}$
по матерям

отцов вместе

родителям;

$h^2 = R_{д/г}$
обоих родите

регрессия
телям;

регрессия
дителям, при

потомков и
от линии ре

В основу
щие принци

степень н
шем сходств

ду полусибсами, полными сибсами, однояйцевыми двойнями. Показатели, определяемые по корреляции между полусибсами, имеют, кроме того, и свой особенный недостаток. Они вычисляются путем умножения на 4 соответствующего коэффициента корреляции, поэтому автоматически увеличиваются в 4 раза и все ошибки, возникающие при организации и анализе корреляционных комплексов: методические, случайные, ошибки точности, типичности. Такое же автоматическое увеличение ошибок исследования, но в меньшей степени — в 2 раза — происходит в процессе вычисления показателей, определяемых по корреляции между детьми и родителями и между полными сибсами.

Выводы

Всего предложено и использовалось восемь показателей наследуемости первой категории:

$h^2 = 2r_{д/м}$ — удвоенный коэффициент корреляции между дочерьми и матерями или вообще между детьми и родителями;

$h^2 = 4r_{п/с}$ — учетверенный коэффициент корреляции между полусибсами по отцу или по матери;

$h^2 = 2r_{с/с}$ — удвоенный коэффициент корреляции между полными сибсами;

$h^2 = 2(r_{о.д} - r_{п/с.о.д})$ — удвоенная разность между коэффициентом корреляции между однояйцевыми двойнями и коэффициентом корреляции между полусибсами однояйцевых двоен;

$h^2 = 2R_{д/м}$ — удвоенный коэффициент регрессии дочерей по матерям в потомстве отдельных отцов или в потомстве всех отцов вместе, а также удвоенная регрессия вообще детей по родителям;

$h^2 = R_{д/р}$ — коэффициент регрессии детей по средним для обоих родителей;

регрессия невзвешенных средних для потомков — по родителям;

регрессия взвешенных средних для потомков — по родителям, причем средние для потомков взвешиваются числом потомков и коэффициентом корреляции между отклонениями от линии регрессии двух потомков одного родителя.

В основу показателей первой категории положены следующие принципы:

степень наследуемости проявляется в большем или меньшем сходстве между родственниками;

измерить степень этого сходства предлагается коэффициентами корреляции и регрессии;

корреляция между родственниками прямолинейна;

коэффициент генетической корреляции между детьми и родителями может быть принят равным половине.

Обширная практика применения различных показателей наследуемости первой категории в генетических исследованиях и в селекции животных выявила следующие особенности этих показателей.

1. При специальном отборе экспериментального материала, главным образом при работе с лабораторными животными, эти показатели дают удовлетворительные результаты по выделению признаков, сильно- и слабоизменчивых под влиянием условий жизни, и в общем правильно определяют степень генетической обусловленности разнообразия значений признака в определенной группе животных.

2. Из всех показателей наследуемости первой категории наиболее приемлемыми для теоретических и практических исследований оказались два, определяемые при помощи коэффициента корреляции между детьми и родителями $h_1^2 = 2r_{д/р}$ или при помощи коэффициента регрессии детей по родителям $h_2^2 = 2R_{д/р}$.

3. В большинстве исследований наследуемости разнообразных признаков у сельскохозяйственных животных, проведенных в разных странах многими учеными, выявилась чрезвычайно сильная колеблемость показателей наследуемости для одних и тех же признаков в сходных условиях.

Сильная изменчивость показателей наследуемости первой категории, а также значительная вероятность натолкнуться на отрицательные или превышающие 100% характеристики наследственной обусловленности признака сильно снижают значение показателей первой категории в практических и теоретических исследованиях наследуемости. В наших работах показатели наследуемости первой категории оказались ненадежными и малопригодными для анализа и планирования племенной работы и совершенно неприменимыми для включения их в селекционные характеристики (индексы) производителей.

Причиной этих отрицательных свойств показателей наследуемости первой категории является главным образом несовершенство основных принципов, положенных в их основу: сходство между детьми и родителями не может быть измерено с требуемой в настоящее время точностью при помощи коэффициентов простой прямолинейной корреляции и регрессии, а генетическая связь между родителями и их детьми не может

быть принята
чине $r_{г.р.} = +$
При современ
теристик насле
шенным показ

ПОКАЗАТЕ

С развитием
вые методы опр
второй категори
первой: степень
го разнообразия
корреляций меж
лизе наследстве

Методы втор

следующим обра

I. Разложение ф

1. Анализ од

2. Анализ по

лексов.

3. Анализ иер

II. Разложение

Разло

Если изучаетс
по отцам или по
ансы производитс
сионных комплек
мость по обоим ро
вариансы использо
иерархические ко

АНАЛИЗ ОДНОФ

Общ

Определение на
пической варианс
многими исслед

быть принята равной для всех случаев одной и той же величине $r_{г. р. д} = +0,5$.

При современном повышении требований к точности характеристик наследуемости необходимо перейти к более совершенным показателям наследуемости.

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ ВТОРОЙ КАТЕГОРИИ

С развитием идей дисперсионного анализа разработаны новые методы определения показателей наследуемости — методы второй категории, которые определяют то же, что и методы первой: степень генетической обусловленности фенотипического разнообразия, но основаны не на анализе прямолинейных корреляций между родственниками, а на дисперсионном анализе наследственных влияний.

Методы второй категории могут быть классифицированы следующим образом.

I. Разложение фенотипической вариации.

1. Анализ однофакторных дисперсионных комплексов.
2. Анализ полных двухфакторных дисперсионных комплексов.
3. Анализ иерархических комплексов.

II. Разложение генотипической вариации.

Разложение фенотипической вариации

Если изучается наследуемость по одному из родителей — по отцам или по матерям, разложение фенотипической вариации производится на основе анализа однофакторных дисперсионных комплексов. Если же требуется изучить наследуемость по обоим родителям, то для разложения фенотипической вариации используются двухфакторные дисперсионные и иерархические комплексы.

АНАЛИЗ ОДНОФАКТОРНЫХ ДИСПЕРСИОННЫХ КОМПЛЕКСОВ

Общие положения и терминология

Определение наследуемости на основе разложения фенотипической вариации на два основных компонента применяется многими исследователями.

Если взять за основу описание способа, которое дал Лаш [107], то за ту долю фенотипической вариации, которая отражает влияние наследственности, надо принять

$$h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_H^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2},$$

где σ_H^2 — та часть общей фенотипической вариации, которая обусловлена генотипическим разнообразием группы особей;

σ_E^2 — другая часть общей фенотипической вариации, обусловленная разнообразием условий жизни, в которых происходило развитие особей;

$\sigma_P^2 = \sigma_H^2 + \sigma_E^2$ — общая фенотипическая вариация особей в группе.

Такое же общее определение показателя наследуемости дает, например, Шталь [176a]:

$$h^2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_e^2 + \sigma_U^2},$$

где h^2 — показатель обусловленности наследственностью отклонений признака от средней величины;

σ_e^2 — вариация признака, которая передается потомкам (цитируется по Шталю);

σ_U^2 — вариация, обусловленная внешней средой.

Вариансой, или средним квадратом, называют сумму квадратов центральных отклонений, деленную на число степеней свободы

$$\sigma^2 = \frac{\sum (V - M)^2}{v}; \quad \sigma^2 = \frac{\sum n_i (M_i - M_0)^2}{v}.$$

Райяратнам [147] приводит следующие определения вариации: «Выборочная сумма квадратов центральных отклонений, деленная на число степеней свободы, используется для определения вариации, это дает несмещенную оценку генеральной вариации. Некоторые авторы определяют вариацию как выборочную сумму квадратов центральных отклонений, деленную на объем выборки. Это дает смещенную оценку генеральной вариации и на этом основании не принимается большинством статистиков».

Варианса характеризует степень разнообразия величин, собранных в группу. Если группа составлена из отдельных дат (измерений признака), варианта характеризует разнообразие особей этой группы по данному признаку. Если группа составлена из средних величин для выборок, взятых из одной генеральной совокупности, варианта характеризует получившееся разнообразие этих выборок. В этом случае варианта средних величин σ^2_M связана с вариансой индивидуальных значений σ^2 равенствами $\sigma^2_M = \frac{\sigma^2}{n}$; $n\sigma^2_M = \sigma^2$, где n — одинаковая численность выборок.

Если группа составлена из средних величин для выборок, взятых из разных генеральных совокупностей, варианта этой группы оценивает степень различия генеральных совокупностей по среднему уровню данного признака. В этом случае варианта средних по группе не связана с вариансами индивидуальных значений по отдельным выборкам.

По дисперсионному анализу еще не выработано единой терминологии. Ниже приведены термины, применяемые различными авторами к двум основным величинам: $\Sigma(V - M)^2$ и $\frac{\Sigma(V - M)^2}{n}$.

Сумма квадратов центральных отклонений	То же, деленное на число степеней свободы
Сумма квадратов	Средний квадрат
» »	Варианса
» »	Дисперсия
Дисперсия	Девиата

В исследованиях, связанных с разложением фенотипической вариации, приходится для одной и той же группы получать:

- 1) сумму квадратов, деленную на число степеней свободы, — это вариантса в обычном понимании;
- 2) оценку генеральной вариации — это вариантса в специальном понимании.

В таких случаях первую величину называют просто средним квадратом, оставляя термин «варианса» только для второй величины.

Элементы однофакторного дисперсионного комплекса

Разложение общей фенотипической вариации признака σ^2_ϕ на две основные части: генотипическую вариацию σ^2_γ , отражающую влияние генотипического разнообразия группы, и паратипическую вариацию σ^2_π , отражающую влияние разно-

образия условий жизни, — с целью нахождения основного показателя наследуемости

$$h^2 = \frac{\sigma_1^2}{\sigma_1^2 + \sigma_\pi^2} = \sigma_1^2 / \sigma_\pi^2$$

можно производить разными способами. Все эти способы основаны на методах дисперсионного анализа, предложенных английским ученым — руководителем отдела статистики Ротамстэдской сельскохозяйственной опытной станции Фишером в его широко известной книге [45], двенадцатое издание которой переведено у нас В. Н. Перегудовым.

В седьмой главе, раздел 38, Фишер так начинает описание указанных методов: «Некоторые довольно часто встречающиеся статистические данные, с одной стороны, могут быть анализированы методами, близкими к методу корреляции, и, с другой стороны, их более удобно анализировать по методу дисперсионного анализа, который позволяет отделить долю разнообразия, обусловленного одной группой причин, от доли разнообразия, относящейся к другой группе причин». В сороковом разделе своей книги Фишер дает основную формулу дисперсионного анализа, при котором общая сумма квадратов признака разлагается на две основные части, отражающие степень влияний, организованных в опыте и неорганизованных. Эту формулу и процесс анализа можно проиллюстрировать на примере элементарного однофакторного дисперсионного комплекса:

Градации фактора (отцы или матери) r	Даты. Значение результативного признака для особей, выбранных в каждую градацию (значение признака у сибсов*)	Число дат в градациях n	Частные суммы дат ΣV	Частные средние M_i
A	12, 10, 11, 14, 13	5	60	12
B	6, 14, 8, 12, 10	5	50	10
C	10, 11, 9, 8, 12	5	50	10
D	8, 7, 11, 9, 5	5	40	8
$r = 4$	$N = rn = 4 \cdot 5 = 20$	$N = 20$	$\Sigma V = 200$	$M_0 = 10$

В этом комплексе организованы 4 градации ($r=4$) одного фактора с пятикратной повторностью ($n=5$). В качестве фактора можно принять любое влияние, в том числе и наследственное влияние родителей. При определении показателей наследуемости методами дисперсионного анализа за градации фактора принимаются или отцы или матери. В обоих случаях

* Сестер и братьев.

в градацию В
Фиге) по отдел
Фишер [45]
ного анализа
Н. П.):

$$\sum_1^N (V -$$

где N — общ
 n — один
рым
числ

равн

r — число
 V — дата
ка у

M_i — частн
 M_0 — обща

$$C_y = \sum_1^N (V -$$

каждой даты с
абсолютная ме
всеми вообще в

В примере

$$+ \dots + (9 - 10$$

$$C_x = n \sum_1^r (M$$

отклонений каж
женная на один

циям: Первична
образия призна

отдельных града

В примере

$$+ 10)^2 + (10 -$$

$$C_z = \sum_1^r \sum_1^n (V$$

отклонений дат
всем датам и по

ра той части общ

в градацию входят сибсы (сыновья или дочери или те и другие) по отдельным родителям или по их классам.

Фишер [45] дает следующую общую формулу дисперсионного анализа однофакторных комплексов (символика наша.— Н. П.):

$$\sum_1^N (V - M_0)^2 = n \sum_1^r (M_i - M_0)^2 + \sum_1^r \sum_1^n (V - M_i)^2,$$

где N — общее число исследуемых дат;

n — одинаковая численность групп — градаций, по которым рассчитаны частные средние. При неодинаковой численности градаций первая часть разложения

равна $\sum_1^r n_i (M_i - M_0)^2$;

r — число градаций, организованных в комплексе;

V — дата, отдельное измерение результативного признака у каждой особи;

M_i — частные средние по градациям;

M_0 — общая средняя по всему комплексу;

$C_y = \sum_1^N (V - M_0)^2$ — общая сумма квадратов отклонений

каждой даты от общей средней по всем N датам. Первичная абсолютная мера общего разнообразия признака, вносимого всеми вообще влияниями.

В примере $C_y = \sum_1^N (V - M_0)^2 = (12 - 10)^2 + (10 - 10)^2 + \dots + (9 - 10)^2 + (5 - 10)^2 = 120$.

$C_x = n \sum_1^r (M_i - M_0)^2$ — первая частная сумма квадратов

отклонений каждой частной средней от общей средней, умноженная на одинаковую численность градаций, по всем r градациям. Первичная абсолютная мера той части общего разнообразия признака, которая вызвана разнообразием влияния отдельных градаций.

В примере $C_x = n \sum_1^r (M_i - M_0)^2 = 5 \{ (12 - 10)^2 + (10 - 10)^2 + (10 - 10)^2 + (8 - 10)^2 \} = 40$.

$C_z = \sum_1^r \sum_1^n (V - M_i)^2$ — вторая частная сумма квадратов

отклонений дат внутри градаций от своей частной средней по всем датам и по всем r градациям. Первичная абсолютная мера той части общего разнообразия признака, которая вызвана

разнообразием всех остальных, не организованных в опыте влияний. В рандомизированных комплексах вторая частная сумма квадратов есть абсолютная мера случайного разнообразия во всех градациях, т. е. или в одной общей генеральной совокупности, из которой взяты выборки для организации градаций, или для суммы нескольких отдельных генеральных совокупностей, из которых взяты выборки. На основе этой суммы квадратов (с учетом числа степеней свободы) определяется то максимальное разнообразие частных средних (по градациям), которое еще возможно при отсутствии достоверного влияния фактора вообще, и в частности при отсутствии влияния наследственности на разнообразие признака.

В примере

$$\begin{aligned} \sum_1^r \sum_1^n (V - M_i)^2 = & \underbrace{(12 - 12)^2 + \dots + (13 - 12)^2}_{1\text{-я градация}} + \\ & + \underbrace{(6 - 10)^2 + \dots + (10 - 10)^2}_{2\text{-я градация}} + \underbrace{(10 - 10)^2 + \dots + (12 - 10)^2}_{3\text{-я градация}} + \\ & + \underbrace{(8 - 8)^2 + \dots + (5 - 8)^2}_{4\text{-я градация}} = 80 \end{aligned}$$

Дисперсионный анализ комплекса дал следующие первичные результаты.

Общая сумма квадратов в данном комплексе оказалась равной $\sum (V - M_0)^2 = 120$. Эта общая сумма разложена на две составляющие ее части: первую $n \sum (M_i - M_0)^2 = 40$ и вторую $\sum \sum (\gamma - M_i)^2 = 80$. Сумма этих двух частей оказалась в точности равной общей сумме квадратов: $40 + 80 = 120$.

По отношению к двум основным частям, на которые разлагается общая сумма квадратов признака, Фишер [45] делает очень важное замечание: «При разложении общей суммы квадратов отклонения отдельных наблюдений от средней соответствующего класса не зависят от отклонений этих средних от их общей средней. В результате получаются независимые оценки двух дисперсий».

Эта независимость двух частей общей суммы квадратов обуславливает независимость и двух соответствующих средних квадратов (варианс).

Средние квадраты (вариансы) получаются следующим образом: $СК_y = \frac{C_y}{\nu_y} = \frac{\sum (V - M_0)^2}{N - 1}$ — общий средний квадрат, равен общей сумме квадратов, деленной на объем комплекса, уменьшенный на единицу. В примере $\sigma_y^2 = \frac{120}{20 - 1} = 6,3$.

$$СК_x = \frac{C_x}{\nu_x}$$

рат — по средн
градациям, де
ре $\sigma_x^2 = \frac{40}{4 - 1}$

$$СК_z = \frac{C_z}{\nu_z}$$

квадрат — по д
тов внутри гра
шенный на чис

В литерату
сумм квадрато

$$\Sigma_1 = n \Sigma$$

$$\sigma_1^2 = СК$$

Межгрупп
Межклас
По стро
Фактори
По орган
фактор

Суммы ква
комплекса испо
чения двух осно
1) о достовер
признак, а при
достоверности п
мости;
2) о степени
точнее о степен
организованных
го признака. Пр
чение в числов
мости.

В зависимости
о достоверности
тативный призна
строения диспер
пов иллюстриру

$CK_x = \frac{C_x}{v_x} = \frac{n \sum (M_i - M_0)^2}{r - 1}$ — межгрупповой средний квадрат — по средним для градаций, равен сумме квадратов по градациям, деленной на число градаций без одной. В примере $\sigma_x^2 = \frac{40}{4 - 1} = 13,3$.

$CK_z = \frac{C_z}{v_z} = \frac{\sum \sum (V - M_i)^2}{N - r}$ — внутригрупповой средний квадрат — по датам внутри градаций, равен сумме квадратов внутри градаций, деленной на объем комплекса, уменьшенный на число градаций. В примере $\sigma_z^2 = \frac{80}{20 - 4} = 5,0$.

В литературе встречаются разные наименования частных сумм квадратов и частных средних квадратов:

$$\Sigma_1 = n \sum (M_i - M_0)^2$$

$$\Sigma_2 = \sum \sum (V - M_0)^2$$

$$\sigma_1^2 = CK_1 = \frac{\Sigma_1}{r - 1}$$

$$\sigma_2^2 = CK_2 = \frac{\Sigma_2}{N - r}$$

Межгрупповая (ой)
Межклассовая (ый)
По строим
Факториальная (ый)
По организованному фактору

Внутригрупповая (ой)
Внутриклассовая (ый)
Внутри строев
Случайная (ый)
По неорганизованным факторам

Суммы квадратов и средние квадраты однофакторного комплекса используются в дисперсионном анализе для получения двух основных заключений:

1) о достоверности влияния фактора на результативный признак, а при определении показателей наследуемости — о достоверности полученного выборочного показателя наследуемости;

2) о степени влияния фактора на результативный признак, точнее о степени влияния разнообразия градаций фактора, организованных в комплексе, на разнообразие результативного признака. При изучении наследуемости это второе заключение в числовом выражении и есть показатель наследуемости.

Две модели комплексов

В зависимости от того, какое хотят получить заключение: о достоверности или о степени влияния фактора на результативный признак, используют один из двух принципов построения дисперсионных комплексов. Различие этих принципов иллюстрируется моделями I и II (рис. 5).

Первая модель определяет градации как выборки из разных генеральных совокупностей. Например, если в качестве градации приняты группы потомков отдельных отцов, то градация по первому отцу отражает свойства генеральной совокупности потомков только этого отца, вторая градация относится уже к другой генеральной совокупности — потомков второго отца и т. д. Следовательно, если за случайное разнообразие принять разнообразие в сводной, суммарной генераль-

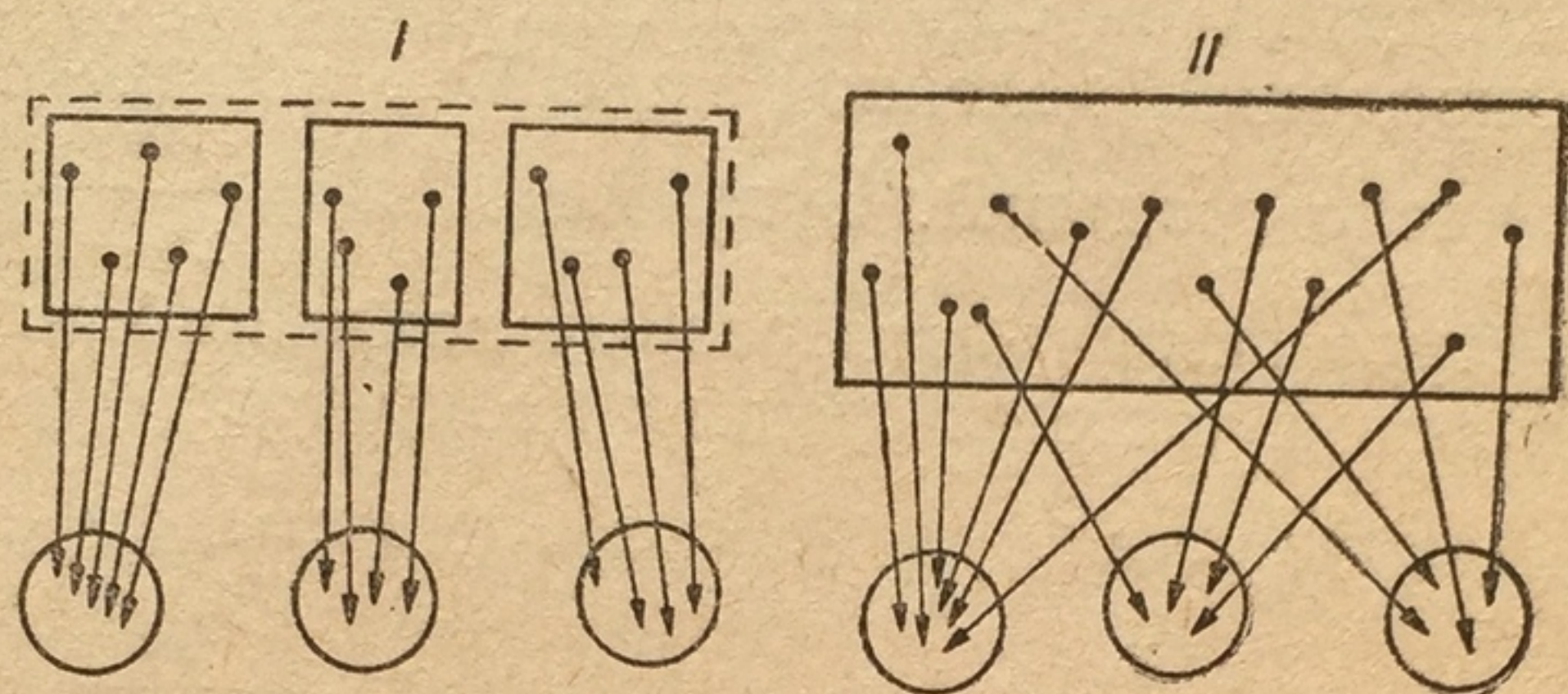


Рис. 5. Схема двух моделей организации дисперсионных комплексов.

ной совокупности, состоящей из всех тех отдельных, самостоятельных генеральных совокупностей, из которых взяты выборки — градации, то это случайное разнообразие никак не будет влиять на межгрупповое разнообразие средних по отдельным выборкам — градам. Только приняв эту независимость двух видов разнообразия, можно сопоставлять межгрупповое разнообразие с внутригрупповым так, как это принято всеми исследователями:

$$F = \sigma_x^2 / \sigma_z^2.$$

Утверждение именно первой модели и содержится в приведенном высказывании Фишера о независимости двух частей, на которые разлагается общая сумма квадратов.

Определение достоверности показателей наследуемости

Принцип независимости двух частей общей суммы квадратов положен в основу определения достоверности влияния. Межгрупповой средний квадрат ($СК_x$) целиком приравнивается факториальной дисперсии (σ_x^2), т. е. дисперсии, характеризующей влияние разнообразия градаций организованного фактора

$$СК_x = \sigma_x^2.$$

Внутригрупповое
же целиком по-
се, характери-
зающих в су-

Определение
образно совет-
ве общих сооб-
этого определ-
нас Деревниц-
символ F (в че-
 $F = \sigma_x^2 / \sigma_z^2$ как п-
ного в диспер-
затель, в качес-
полностью, бе-
согласно перв-
элементов дру-
Для пример

ности влияния
форме, предло-

Разнообр

Межгрупповое
риальное

Внутригрупповое
чайное)

Общее

Снедекор [1]
верности влия-
В примере вы-
по крупноплод-
таблицу анали-

Источник разно-

Различия св-
Различия п-
отдельных
маток

Общее разли-
сят

Внутригрупповой средний квадрат по сумме градаций тоже целиком приравнивается случайной вариации, т. е. вариации, характеризующей случайные влияния неорганизованных факторов в суммарной составной совокупности

$$СК_z = \sigma_z^2.$$

Определение достоверности влияния производится единообразно советскими и зарубежными исследователями на основе общих соображений, предложенных Фишером [45]. Техника этого определения разработана последователями Фишера: у нас Деревицким, в Америке Снедекором. Снедекор предложил символ F (в честь Фишера) для отношения средних квадратов $F = \sigma_x^2 / \sigma_z^2$ как показатель достоверности влияния, обнаруженного в дисперсионном комплексе. Чтобы получить этот показатель, в качестве числителя берется факториальная вариация полностью, без изъятия из нее каких-либо частей, так как, согласно первой модели, в этой вариации не содержится элементов другой, случайной вариации.

Для примера, показанного на стр. 44, показатель достоверности влияния $F = \frac{13,3}{5,0} = 2,7$; ниже показан расчет его в форме, предложенной Фишером:

Разнообразие	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	Показатель достоверности влияния
Межгрупповое (факториальное)	3	40	13,3	
Внутригрупповое (случайное)	16	80	5,0	$\frac{13,3}{5,0} = 2,7$
Общее	19	120	6,3	$F_{st} = \{3,2 - 5,3 - 9,0\}$

Снедекор [176] приводит способ расчета показателя достоверности влияния тоже в соответствии с первой моделью. В примере выяснения достоверности различий 8 свиноматок по крупноплодности Снедекор дает такую заключительную таблицу анализа:

Источник разнообразия	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	Показатель достоверности
Различия свиноматок	7	7,48	1,07	
Различия поросят у отдельных свиноматок	48	17,17	0,36	$F = \frac{1,07}{0,36} = 3,0$
Общее различие поросят	55	24,65	0,448	$F_{st} = \{2,2 - 3,0 - 4,4\}$

Показатель достоверности влияния показывает, во сколько раз средний квадрат между градациями (факториальная вариация) больше среднего квадрата внутри градаций (случайная вариация) или во сколько раз разнообразие средних по градациям превышает то случайное разнообразие, которое свойственно изучаемому комплексу дат. В первом примере $F=2,7$. Это означает, что факториальное разнообразие, вызванное влиянием градаций изучаемого фактора, в 2,7 раза больше, чем случайное. Во втором примере $F=3,0$ означает, что факториальное разнообразие в 3,0 раза больше случайного.

Чем больше это превышение, тем достовернее влияние фактора (влияние разнообразия его градаций). Вопрос о том, во сколько раз факториальная вариация должна быть больше случайной, чтобы влияние можно было считать достоверным, решается путем сравнения полученной величины со стандартными ее значениями F_{st} , приводимыми в специальных таблицах, имеющих в учебниках и книгах по биометрии. Таблицы составлены на основе работ Фишера его последователями: в Индии (впервые) Махаланобисом, у нас Деревницким и Поморским. В таблицах в зависимости от двух степеней свободы первой (большой) и второй вариации даются предельные значения отношений $F = \sigma_x^2 / \sigma_z^2$ для трех степеней вероятности ($P_1=0,95$, $P_2=0,99$, $P_3=0,999$) того, что если фактическое значение F будет равно или больше стандартного F_{st} , то сравниваемые варианты различаются достоверно.

Для примера, показанного на стр. 49, при степенях свободы 3 и 16 предельные значения F_{st} равны: 3,2—5,3—9,0. Фактически полученный показатель $F=2,7$ оказался меньше наименьшего из стандартных значений, следовательно, влияние испытываемого фактора на разнообразие результативного признака недостоверно. На основе проведенного опыта нельзя утверждать, что в соответствующих генеральных совокупностях данный фактор оказывает влияние.

При определении показателя наследуемости по дисперсионному комплексу с градациями по отцам или по матерям достоверность наследуемости определяется общим способом: берется отношение полного значения факториальной вариации к значению случайной вариации $F = \sigma_x^2 / \sigma_z^2$. В примере, показанном на стр. 44, за градации фактора были взяты отдельные отцы, и влияние, изучаемое в комплексе, оказалось недостоверным. Это не значит, что отцы вообще не влияли на детей в отношении изучаемого признака. Недостоверность влияния в данном комплексе означает только то, что в разнообразии детей очень слабо отразилось генотипическое разнообразие их отцов. Это могло быть вследствие того, что отцы слабо

различались
быть может
ли различия
В приме
варианс пр
Фактическое
вует втором
случае влия
ошибочного
различия из
не могут счи
различными
вать или бол
Следовате
рождении, оп
достоверной
Ближайшим
жет быть про
бора среди из
Описанным
характеристик
и разло
Определени
степени — возм
риальной сумм
т. е. на основ
(см. рис. 5): гр
совокупностей,
никак не связа
средним квадра
вого разнообра
Но имеется
наследуемости
онных комплек
ной модели, по
общей генераль
Такая модел
шером [45] в сор
корреляция как

различались по своим наследственным способностям (хотя, быть может, и высоким), или потому, что условия жизни стерли различия детей от разных отцов.

В примере, показанном на стр. 49, стандартные отношения варiances при степенях свободы 7 и 48 равны: 2,2—3,0—4,4. Фактическое значение, полученное в опыте, $F=3,0$ соответствует второму порогу достоверности. Следовательно, в этом случае влияние оказалось достоверным с вероятностью безошибочного прогноза $P=0,99$. Это означает, что выявленные различия изученных восьми свиноматок по крупноплодности не могут считаться случайными и что эти различия вызваны различными наследственными способностями свиноматок давать или более или менее крупных поросят.

Следовательно, и степень наследуемости живого веса при рождении, определяемая в этом исследовании, оказалась тоже достоверной с той же вероятностью безошибочного прогноза. Ближайшим практическим выводом из этого исследования может быть прогноз достаточной эффективности племенного отбора среди изученных свиноматок.

Описанными приемами заканчиваются определения первой характеристики наследуемости — ее достоверности.

Определение степени наследуемости и разложение факториального среднего квадрата

Определение другой характеристики наследуемости — ее степени — возможно производить просто по отношению факториальной суммы квадратов к общей

$$h^2 = C_x/C_y = \frac{\sum n_i (M_i - M_0)^2}{\sum (V - M_0)^2},$$

т. е. на основе принципа, выражаемого первой моделью (см. рис. 5): градации — это выборки из разных генеральных совокупностей, и поэтому межгрупповой средний квадрат никак не связан со сборным, суммарным внутригрупповым средним квадратом и не содержит элементов внутригруппового разнообразия.

Но имеется еще и другой путь получения показателей наследуемости на основе анализа однофакторных дисперсионных комплексов, а именно на основе другой, противоположной модели, по которой градации — это выборки из одной общей генеральной совокупности.

Такая модель вытекает из положений, выдвинутых Фишером [45] в сороковом разделе его книги «Внутриклассовая корреляция как один из случаев дисперсионного анализа».

Под внутриклассовой корреляцией, по Фишеру, можно понимать просто ту долю в общей дисперсии, которая обусловлена причинами разнообразия внутри классов (градаций).

Внутриклассовая корреляция, по Фишеру, может быть рассчитана на основе межклассовой вариации, определяемой по формуле (в наших символах.— Н. П.)

$$\rho = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_x^2 + \sigma_z^2},$$

где σ_x^2 — вариация факториальная;
 σ_z^2 — вариация случайная.

Эта формула была принята за основу многими авторами при определении показателя наследуемости

$$h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_H^2 + \sigma_E^2},$$

где σ_H^2 — генотипическая вариация, а σ_E^2 — паратипическая, сумма их $\sigma_H^2 + \sigma_E^2 = \sigma_P^2$ составляет общую фенотипическую вариацию.

Средний квадрат внутри каждого класса определяется одной причиной — случайным разнообразием признака, следовательно, случайная вариация всегда равна внутригрупповому среднему квадрату дисперсионного комплекса

$$\sigma_z^2 = CK_z = \frac{\sum \sum (V - M_i)^2}{N - r}.$$

Но это только в отношении случайного среднего квадрата. Межгрупповой средний квадрат теперь уже нельзя приравнивать полностью факториальной вариации, так как это не следует из свойств второй модели организации дисперсионных комплексов. Поэтому Фишер среднюю из наблюдений некоторого класса подразделяет на две части, первая из которых характеризуется вариацией σ_x^2 , а вторая, являющаяся средней n значений второй части отдельного наблюдения, характеризуется вариацией σ^2/n . Значит, межгрупповой средний квадрат состоит из двух частей:

$$CK_x = \frac{n \sum (M_i - M_0)^2}{r - 1} = n \sigma_x^2 + \sigma_z^2.$$

Эти положения Фишера можно пояснить следующим образом.

Для случайных выборок из одной генеральной совокупности имеется общее математическое правило: разнообразие средних значений признака по случайным выборкам из одной генеральной совокупности в n раз меньше разнообразия отдельных дат в этих выборках (n — численность выборок): $\sigma_{\bar{M}}^2 = \frac{\sigma^2}{n}$. Поэтому, если принять вторую модель с одной общей для всех градаций генеральной совокупностью, необходимо признать, что межгрупповой средний квадрат неоднороден и состоит из двух частей:

1) факториальной вариансы σ_x^2 , отражающей то неслучайное разнообразие средних по градациям, которое возникло в связи с подбором в градации только определенных особей; в одни градации одних, в другие градации других (например, в одну градацию потомков только одного родителя, а в другую — потомков уже другого отца или матери);

2) случайной вариансы этих средних $\frac{\sigma_z^2}{n}$, отражающей то случайное разнообразие дат, которое свойственно данному признаку в общей единой генеральной совокупности и численно оценивается внутригрупповым средним квадратом.

Простая сумма этих величин еще не равна полному значению межгруппового среднего квадрата. Так как межгрупповая сумма квадратов равна сумме квадратов центральных отклонений, умноженной на число повторностей $CK_x = n \sum (M_i - M_0)^2$, то и средний межгрупповой квадрат увеличен в n раз против того его значения, которое требуется для определения факториальной вариансы. Следовательно, сумма двух указанных величин $\sigma_x^2 + \frac{\sigma_z^2}{n}$ равна межгрупповому среднему квадрату, уменьшенному в n раз:

$$\frac{CK_x}{n} = \sigma_x^2 + \frac{\sigma_z^2}{n}; \quad CK_x = n \sigma_x^2 + \sigma_z^2.$$

Из этого равенства легко получить значение факториальной вариансы

$$\sigma_x^2 = \frac{CK_x - \sigma_z^2}{n} = \frac{CK_r - CK_z}{n}.$$

Ниже дается нахождение факториальной вариансы для примеров, приведенных на стр. 44 и 49 ($n=5$):

Разнообразие	Число степе- ней сво- боды	Сумма квад- ратов	Сред- ний квадрат	Факториальная варианса
Межгрупповое (x) . . .	3	40	13,3	$\sigma_x^2 = \frac{СК_x - СК_z}{n} =$ $= \frac{13,3 - 5,0}{5} = 1,66$
Внутригрупповое (z) . . .	16	80	5,0	
Общее (y)	19	120	6,3	

Далее приводится определение факториальной вариансы по Снедекору для примера, показанного на стр. 49 ($n_0=6,90$):

Источник разнообразия	Число степе- ней сво- боды	Сумма квadra- тов	Сред- ний квадрат	Факториальная варианса
Различия свинома- ток (x)	7	7,48	1,07	$\sigma_x^2 = \frac{СК_x - СК_z}{n_0} =$ $= \frac{1,07 - 0,36}{6,9} = 0,103$
Различия поросят от отдельных свиноматок (z)	48	17,17	0,36	
Общее различие поросят (y)	55	24,65	0,448	

Во втором примере анализировался неравномерный одно-факторный комплекс. В таких случаях при определении факториальной вариансы за одинаковую численность градаций принимается $n_0 = \frac{1}{r-1} \left(N - \frac{\sum n_i^2}{N} \right)$, где r — число градаций; N — общий объем комплекса; n_i — численность отдельной градации. В комплексе было 8 градаций с числом дат (n_i) 10, 8, 10, 8, 6, 4, 6, 4, $N=56$, $\sum n_i^2 = 432$, $n_0 = \frac{1}{7} \left(56 - \frac{432}{56} \right) = 6,90$.

При определении показателей наследуемости описываемыми методами дисперсионного анализа основные величины находятся следующим образом:

$\sigma_H^2 = \sigma_x^2$ — генетическая варианса, равная факториальной вариансе, полученной при разложении межгруппового среднего квадрата. Это та часть фенотипической вариансы, которая характеризует разнообразие, вызванное генетиче-

ским разнообразием (разнообразием генетической информации);

$\sigma_E^2 = \sigma_z^2$ — паратипическая вариация, равная внутригрупповому среднему квадрату. Это та часть фенотипической вариации, которая отражает разнообразие условий жизни;

$\sigma_P^2 = \sigma_H^2 + \sigma_E^2$ — фенотипическая вариация, равная сумме генетической и паратипической вариаций;

$h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_H^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2}$ — показатель наследуемости, равен от-

Таблица 13

Нахождение степени и достоверности наследуемости обычно применяемыми методами дисперсионного анализа

Элементы комплекса	Первый пример (наследуемость по отцам)			Второй пример (наследуемость по матерям)		
	Разнообразие			Разнообразие		
	межгрупповое	внутригрупповое	общее	межгрупповое	внутригрупповое	общее
Сумма квадратов	40	80	120	7,48	17,17	24,65
Число степеней свободы	3	16	19	7	48	55
Средний квадрат	13,3	5,0	6,3	1,07	0,36	0,45
Вариансы						
Генотипическая	$\sigma_H^2 = \sigma_x^2 = \frac{13,3 - 5,0}{5} = 1,66$			$\sigma_H^2 = \sigma_x^2 = \frac{1,07 - 0,36}{6,9} = 0,10$		
Паратипическая	$\sigma_E^2 = \sigma_z^2 = 5,0$			$\sigma_E^2 = \sigma_z^2 = 0,36$		
Фенотипическая	$\sigma_P^2 = \sigma_H^2 + \sigma_z^2 = 1,66 + 5,0 = 6,66$			$\sigma_P^2 = \sigma_H^2 + \sigma_z^2 = 0,10 + 0,36 = 0,46$		
Степень наследуемости	$h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2} = \frac{1,66}{6,66} = 0,25$			$h^2 = \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2} = \frac{0,10}{0,46} = 0,22$		
Достоверность наследуемости	$F_{h^2} = \frac{13,3}{5,0} = 2,7$			$F_{h^2} = \frac{1,07}{0,36} = 3,0$		
	$F_{st} \left\{ \begin{matrix} v_1 = 3 \\ v_2 = 16 \end{matrix} \right\} = \{3,2 - 5,3 - 9,0\}$			$F_{st} \left\{ \begin{matrix} v_1 = 7 \\ v_2 = 48 \end{matrix} \right\} = \{2,2 - 3,0 - 4,4\}$		

ношению генотипической вариации к фенотипической;

$F = SK_x / SK_z$ — показатель достоверности выборочного показателя наследуемости, равен отношению межгруппового среднего квадрата к внутригрупповому;

F_{st} — стандартные значения F , находящиеся на основе двух степеней свободы: $v_1 = r - 1$; $v_2 = N - r$ по специальным таблицам.

Нахождение степени и достоверности наследуемости для указанных двух примеров показано в табл. 13.

Для расчета показателя наследуемости большинство авторов используют способ, приведенный в табл. 13: $h^2 = \sigma_H^2 / \sigma_P^2$. Некоторые авторы, например Абпланалп [4], Ориоль и Можин [8], Таллис и Кластерман [180], считают необходимым для получения показателя наследуемости отношение varianс умножить или на 4 или на 2: $h^2 = 4 \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2}$; $h^2 = 2 \frac{\sigma_H^2}{\sigma_P^2}$.

Очевидно, в этом нет необходимости, так как отношение σ_H^2 / σ_P^2 не может рассматриваться как коэффициент прямолинейной корреляции между полусибсами или между детьми и родителями. По самой сущности дисперсионного анализа отношение varianс σ_H^2 / σ_P^2 полностью измеряет степень изучаемых наследственных влияний.

АНАЛИЗ ПОЛНЫХ ДВУХФАКТОРНЫХ ДИСПЕРСИОННЫХ КОМПЛЕКСОВ

Материал для таких комплексов привлекается из результатов полиаллельных скрещиваний, при которых несколько отцов скрещиваются последовательно с одной и той же группой матерей, в результате чего получается по несколько потомков от каждого отца и от каждой матери (см. рис. 6).

В двухфакторном комплексе, организованном по материалам полиаллельного скрещивания, в качестве граций первого фактора устанавливаются отцы, второго фактора — матери, обязательно одинаковые для каждого из отцов. Если это условие невыполнимо, результаты скрещивания не могут быть анализированы описываемыми способами. В таких случаях применяются другие методы.

Изучение наследуемости с использованием двухфакторных дисперсионных комплексов обычно рекомендуется проводить,

так же как и
разных принц
показателей н
ния о разных
которых беру
редделение ст
сти) проводит
генеральной с
дании (вторая
в табл. 14.

Правильны
лексов в коне
тов наследств

$$h_1^2 = \frac{\sigma_{H1}^2}{\sigma_{P1}^2}$$
$$h_2^2 = \frac{\sigma_{H2}^2}{\sigma_{P2}^2}$$
$$h_{1,2}^2 = \frac{\sigma_{H1,2}^2}{\sigma_{P1,2}^2}$$

Первые дв
тируются как
щего или от с
ческое разноо
действий очен
используется.
элемента доп
случайного ра
бесповторных

Выделение
вий — вполне
особенность д
торая имеет с
практическое

Показывает
дуемости по о
квадратов пол
1. Сумма к
сумме квадра
средней

$$C_1 = nr_2 \sum (M_i^2)$$

2. То же, п
 $C_2 = nr_1 \sum (M_i^2)$

так же как и по однофакторным комплексам, исходя из двух разных принципов. Определение достоверности выборочных показателей наследуемости проводится исходя из представления о разных, независимых генеральных совокупностях, из которых берутся выборки — градации (первая модель). Определение степени наследуемости (показателей наследуемости) проводится исходя из представления об одной, общей генеральной совокупности, из которой взяты выборки — градации (вторая модель). Необходимые при этом формулы см. в табл. 14.

Правильный анализ двухфакторных дисперсионных комплексов в конечном результате дает показатели трех элементов наследственного влияния:

$$\begin{aligned} h_1^2 &= \sigma_1^2 / \sigma_y^2 — \text{влияние разнообразия отцов;} \\ h_2^2 &= \sigma_2^2 / \sigma_y^2 — \text{влияние разнообразия матерей;} \\ h_{1.2}^2 &= \sigma_{1.2}^2 / \sigma_y^2 — \text{влияние разнообразия взаимодействий} \\ &\quad \text{отдельных отцов с отдельными мате-} \\ &\quad \text{рями.} \end{aligned}$$

Первые два элемента обычно определяются и интерпретируются как влияния генотипического разнообразия, идущего или от отцов или, отдельно, от матерей, на фенотипическое разнообразие детей. Влияние разнообразия взаимодействий очень слабо изучено и часто не совсем правильно используется. Иногда при определении показателей третьего элемента допускаются грубые ошибки, например, подмена случайного разнообразия разнообразием взаимодействий в бесповторных комплексах.

Выделение третьего элемента — влияния взаимодействий — вполне возможно и представляет такую специфическую особенность двухфакторных дисперсионных комплексов, которая имеет очень большое познавательное и не меньшее практическое значение.

Показываем на примере нахождение показателей наследуемости по обоим родителям (табл. 15). Пять основных сумм квадратов получены следующим образом.

1. Сумма квадратов по отцам равна увеличенной в nr_2 раз сумме квадратов отклонений средних по отцам от общей средней

$$C_1 = nr_2 \sum (M_1 - M_2)^2 = 3 \cdot 4 \{ (8 - 10)^2 + (10 - 10)^2 + (12 - 10)^2 \} = 12 \cdot 8 = 96.$$

2. То же, по матерям

$$C_2 = nr_1 \sum (M_2 - M_0)^2 = 3 \cdot 3 \{ (8 - 10)^2 + \dots + (12 - 10)^2 \} = 9 \cdot 10 = 90.$$

Схема определения достоверности и степени наследуемости при анализе
двухфакторных дисперсионных комплексов

Разнообразие	Определение средних квадратов и достоверности наследуемости				Определение дисперсий, степени наследуемости и доли влияния	
	суммы квадратов C	число степеней свободы ν	средние квадраты СК	показатели достоверности F	дисперсии σ^2	степень наследуемости, доля влияния
По отцам (1)	$C_1 = nr_2 \sum D_1^2$	$r_1 - 1$	$CK_1 = \frac{C_1}{\nu_1}$	$F = \frac{CK_1}{CK_z}$	$\sigma_1^2 = \frac{CK_1 - CK_{1.2}}{nr_2}$	$h_1^2 = \sigma_1^2 / \sigma_y^2$
По матерям (2)	$C_2 = nr_1 \sum D_2^2$	$r_2 - 1$	$CK_2 = \frac{C_2}{\nu_2}$	$F = \frac{CK_2}{CK_z}$	$\sigma_2^2 = \frac{CK_2 - CK_{1.2}}{nr_1}$	$h_2^2 = \sigma_2^2 / \sigma_y^2$
Взаимодействий (1 · 2)	$C_{1.2} = n \sum D_{1.2}^2 - C_{11} - C_2$	$(r_1 - 1) \cdot (r_2 - 1)$	$CK_{1.2} = \frac{C_{1.2}}{\nu_{1.2}}$	$F = \frac{CK_{1.2}}{CK_z}$	$\sigma_{1.2}^2 = \frac{CK_{1.2} - CK_z}{n}$	$h_{1.2}^2 = \sigma_{1.2}^2 / \sigma_y^2$
Случайное (z)	$C_z = C_y - n \sum D_{1.2}^2$	$N - r_1 r_2$	$CK_z = \frac{C_z}{\nu_z}$	—	$\sigma_z^2 = CK_z = \sigma_\pi^2$	σ_z^2 / σ_y^2
Общее (y)	$C_y = \sum (V - M_0)^2$	$N - 1$	$CK_y = \frac{C_y}{\nu_y}$	—	$\sigma_y^2 = \sigma_1^2 + \sigma_2^2 + \sigma_{1.2}^2 + \sigma_z^2 = \sigma_\varphi^2$	1,000

Примечание. r_1 — число отцов; r_2 — число матерей, одинаковых для каждого из отцов; n — число детей — полных sibсов — у каждой пары родителей (повторность опыта); $D = M_i - M_0$ — центральные отклонения частных средних от общей средней; V — дата (мера признака у каждого потомка); N — общий объем комплекса.

3. Сумма квадратов по взаимодействиям равна сумме квадратов центральных отклонений всех частных средних от общей средней минус суммы квадратов по отцам и по матерям

$$C_{1.2} = n \Sigma (M_{1.2} - M_0)^2 - C_1 - C_2 = 4.104 - 96 - 90 = 126.$$

4. Сумма квадратов по случайному разнообразию равна сумме квадратов центральных отклонений каждой даты комплекса от своей частной средней. Может быть рассчитана более простым способом:

$$C_z = C_y - n \Sigma (M_{1.2} - M_0)^2 = 464 - 3 \cdot 104 = 152.$$

5. Общая сумма квадратов центральных отклонений каждой даты комплекса от общей средней

$$C_y = \Sigma (V - M_0)^2 = (5 - 10)^2 + (6 - 10)^2 + \dots + (12 - 10)^2 + (15 - 10)^2 = 464.$$

Остальные действия табл. 15 не требуют особых объяснений.

В примере (см. табл. 15) выявлена достоверность влияний отцов ($P > 0,99$), матерей ($P = 0,99$) и взаимодействий ($P > 0,95$). Достоверность влияния разнообразия взаимодействий указывает, что наследственные способности отцов проявлялись различно в зависимости от подбора к ним тех или других матерей, и такие различия можно ожидать при дальнейших скрещиваниях этих отцов с этими матерями с вероятностью безошибочного прогноза $P > 0,95$.

Просмотр средних по группам полных сибсов (в примере родных сестер) показывает, что отец А дал лучших дочерей от матери в, отец Б — от матери г, а отец В давал от всех матерей хороших, достаточно выравненных дочерей, из которых выделяются дочери от матерей б и г.

Эти результаты анализа вносят очень ценные коррективы в те выводы, которые могли быть получены при просмотре средних величин только для групп полусибсов (в примере двоюродных сестер) по отцу и по матери, — о том, что лучшим отцом проявил себя отец В, а лучшей матерью — мать г.

После выяснения достаточной достоверности наследственных влияний имеет смысл выяснить степень этих влияний,

Таблица 15

Определение достоверности и степени наследуемости при анализе двухфакторного дисперсионного комплекса по материалам полиаллельных скрещиваний трех отцов А, Б, В, с четырьмя матерями их дочерей а, б, в, г

Отцы (1)	А				Б				В				$r_1 = 3$	Полусибсы по отцам				Полусибсы по матерям				
Матери (2)	а	б	в	г	а	б	в	г	а	б	в	г	$r_2 = 4$	А	Б	В	Σ	а	б	в	г	Σ
Признак у дочерей (V)	5, 6, 7	4, 4, 4	10, 12, 14	6, 12, 12	5, 6, 7	6, 9, 15	8, 11, 14	11, 13, 15	8, 12, 16	12, 13, 14	8, 10, 12	12, 12, 15	$n = 3$	—	—
n	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	36	12	12	12	36	9	9	9	9	36
ΣV	18	12	36	30	18	30	33	39	36	39	30	39	360	96	120	144	360	72	81	99	108	360
M_i	6	4	12	10	6	1	11	13	12	13	10	13	10	8	10	12	10	8	9	11	12	10
$D = M_i - M_0$	-4	-6	+2	0	-4	0	+1	+3	+2	+3	0	+3	0	-2	0	+2	0	-2	-1	+1	+2	0
D^2	16	36	4	0	16	0	1	9	4	9	0	9	104	4	0	4	8	4	1	1	4	10
													$\Sigma D_1^2 \cdot 2$				ΣD_1^2					ΣD_2^2

Разнообразие	Сумма квадратов С	Число степеней свободы ν	Средние квадраты СК	Показатель достоверности F	Вариансы σ^2	Показатели степени влияния h^2
По отцам (1)	$C_1 = 3 \cdot 4 \cdot 8 = 96$	$3 - 1 = 2$	$СК_1 = \frac{96}{2} = 48$	$\frac{48}{6,33} = \underline{\underline{7,6}}$	$\sigma_1^2 = \frac{48 - 21}{3 \cdot 4} = 2,25$	$h_1^2 = \frac{2,25}{14,47} = 0,15$
По матерям (2)	$C_2 = 3 \cdot 3 \cdot 10 = 90$	$4 - 1 = 3$	$СК_2 = \frac{90}{3} = 30$	$\frac{30}{6,33} = \underline{\underline{4,7}}$	$\sigma_2^2 = \frac{30 - 21}{3 \cdot 3} = 1,00$	$h_2^2 = \frac{1,00}{14,47} = 0,07$

Взаимодейст- вий (1 · 2)	$C_{1 \cdot 2} = 3 \cdot 104 - 96 - 90 = 126$	$2 \cdot 3 = 6$	$CK_{1 \cdot 2} = \frac{126}{6} = 21$	$\frac{21}{6,33} = 3,3$	$\sigma^2_{1.2} = \frac{21 - 6,33}{3} = 4,89$	$h^2_{1.2} = \frac{4,89}{14,47} = 0,34$																
Случайное (z)	$C_z = 464 - 3 \cdot 104 = 152$	$36 - 3 \cdot 4 = 24$	$CK_z = \frac{152}{24} = 6,33$	<table><tr><td>$\nu_1 \backslash \nu_2$</td><td>2</td><td>3</td><td>6</td></tr><tr><td>24</td><td>9,3</td><td>7,6</td><td>5,6</td></tr><tr><td></td><td>5,6</td><td>4,7</td><td>3,7</td></tr><tr><td></td><td>3,4</td><td>3,0</td><td>2,5</td></tr></table>	$\nu_1 \backslash \nu_2$	2	3	6	24	9,3	7,6	5,6		5,6	4,7	3,7		3,4	3,0	2,5	$\sigma^2_z = 6,33$	$\sigma^2_z / \sigma^2_y = 0,44$
$\nu_1 \backslash \nu_2$	2	3	6																			
24	9,3	7,6	5,6																			
	5,6	4,7	3,7																			
	3,4	3,0	2,5																			
Общее (y)	$C_y = 464$	$36 - 1 = 35$	$CK_y = \frac{464}{35} = 13,26$		$\sigma^2_y = 2,25 + 1,00 + 4,89 + 6,33 = 14,47$	1,00																

что осуществляется расчетом показателей наследуемости. В примере получены показатели наследуемости:

	h^2
По отцам	0,15
По матерям	0,07
По взаимодействиям	0,34
По обоим родителям	0,56

Высокий общий показатель наследуемости (0,56) свидетельствует о достаточном разнообразии наследственных способностей, проявленном изученными родителями в их детях, причем в этом разнообразии значительную долю (0,34) составляет разнообразие взаимодействий отцов и матерей.

Таким образом, описываемый анализ наследуемости дал следующие результаты.

1. Все три показателя наследуемости (по отцам, матерям и взаимодействиям) достаточно достоверны, следовательно, возможна достаточно эффективная селекция среди потомков изученной группы родителей в своем стаде; брать производителей из других стад не требуется.

2. Достоверная и высокая наследуемость взаимодействий указывает на то, что в данном стаде можно ожидать значительного практического эффекта от индивидуального подбора определенных матерей только к определенным отцам.

3. Анализ дает прямые указания о наилучших вариантах скрещивания: отца А с матерью в, отца Б с матерью г и т.д.

4. Сопоставление наследуемости по отцам с наследуемостью по матерям можно провести следующим образом:

$$h_s^2 = 0,15 + \frac{1}{2} 0,34 = 0,32;$$

$$h_d^2 = 0,07 + \frac{1}{2} 0,34 = 0,24.$$

Описанным способом обычно анализируются равномерные комплексы. Неравномерные комплексы, когда число матерей на каждого отца одинаково, но число детей у каждой матери различно, усложняют определение сумм квадратов. Техника необходимых при этом расчетов приведена в работах, посвященных дисперсионному анализу (например, Н. А. Плехинский. Дисперсионный анализ). После нахождения сумм квадратов остальные действия производятся так же, как и в равномерных комплексах (см. табл. 14, 15).

АНАЛ
Не всегда и
факторный дис
длительный экс
самцов с одни
риалов передов
тельный племен
метод изучения
иерархических
каждый отец по

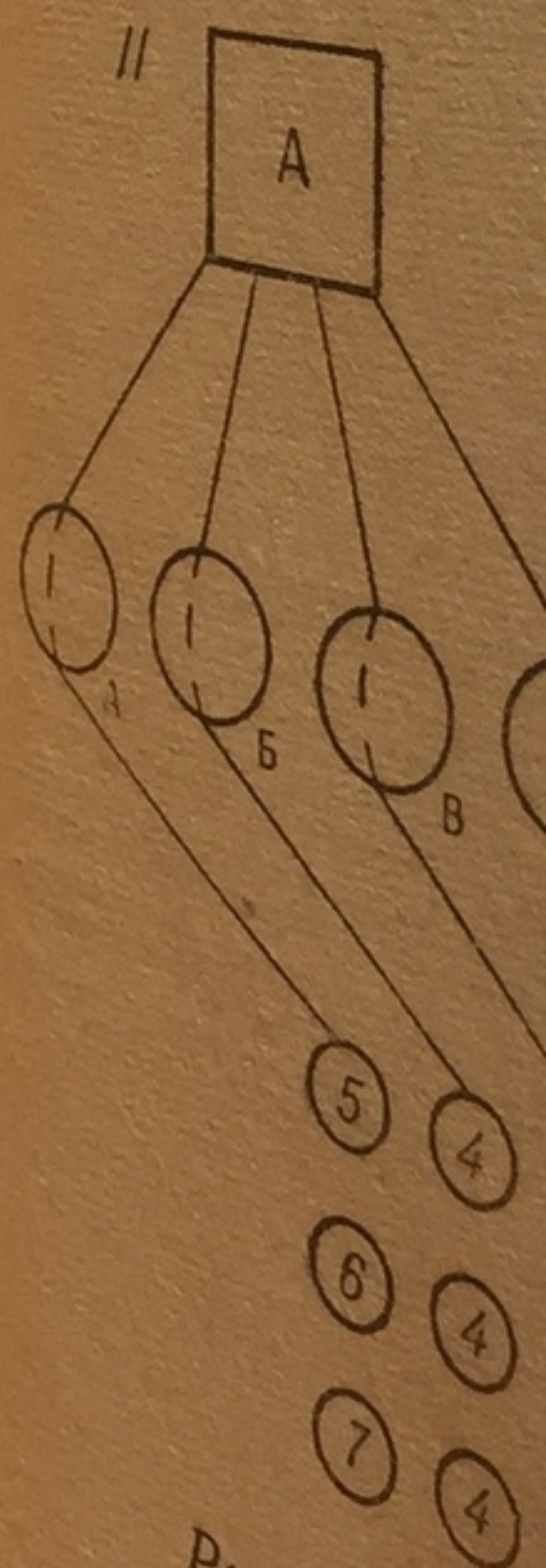
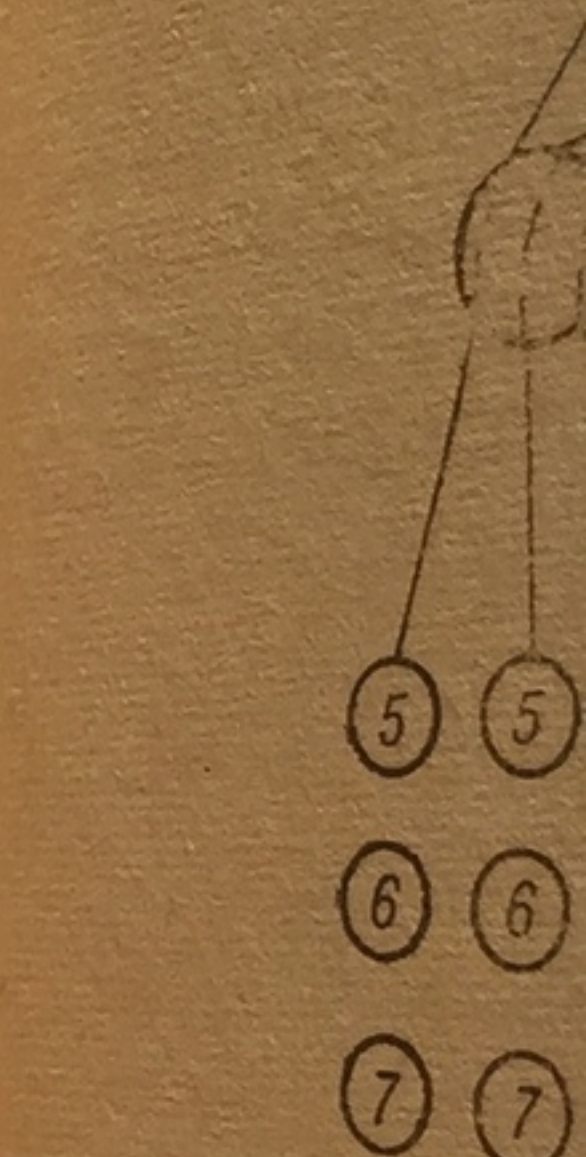


Рис. 6. Схем
I — полиаллельное скр
скрещивание, иерархич
В

АНАЛИЗ ИЕРАРХИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

Не всегда имеется возможность подобрать полный двухфакторный дисперсионный комплекс. Для этого требуется длительный эксперимент по скрещиванию одних и тех же самцов с одними и теми же самками или привлечение материалов передовых хозяйств, длительное время ведущих тщательный племенной учет. Поэтому разработан упрощенный метод изучения наследуемости по обоим родителям — анализ иерархических комплексов (рис. 6), не требующий, чтобы каждый отец получил детей от каждой матери. Достаточно,

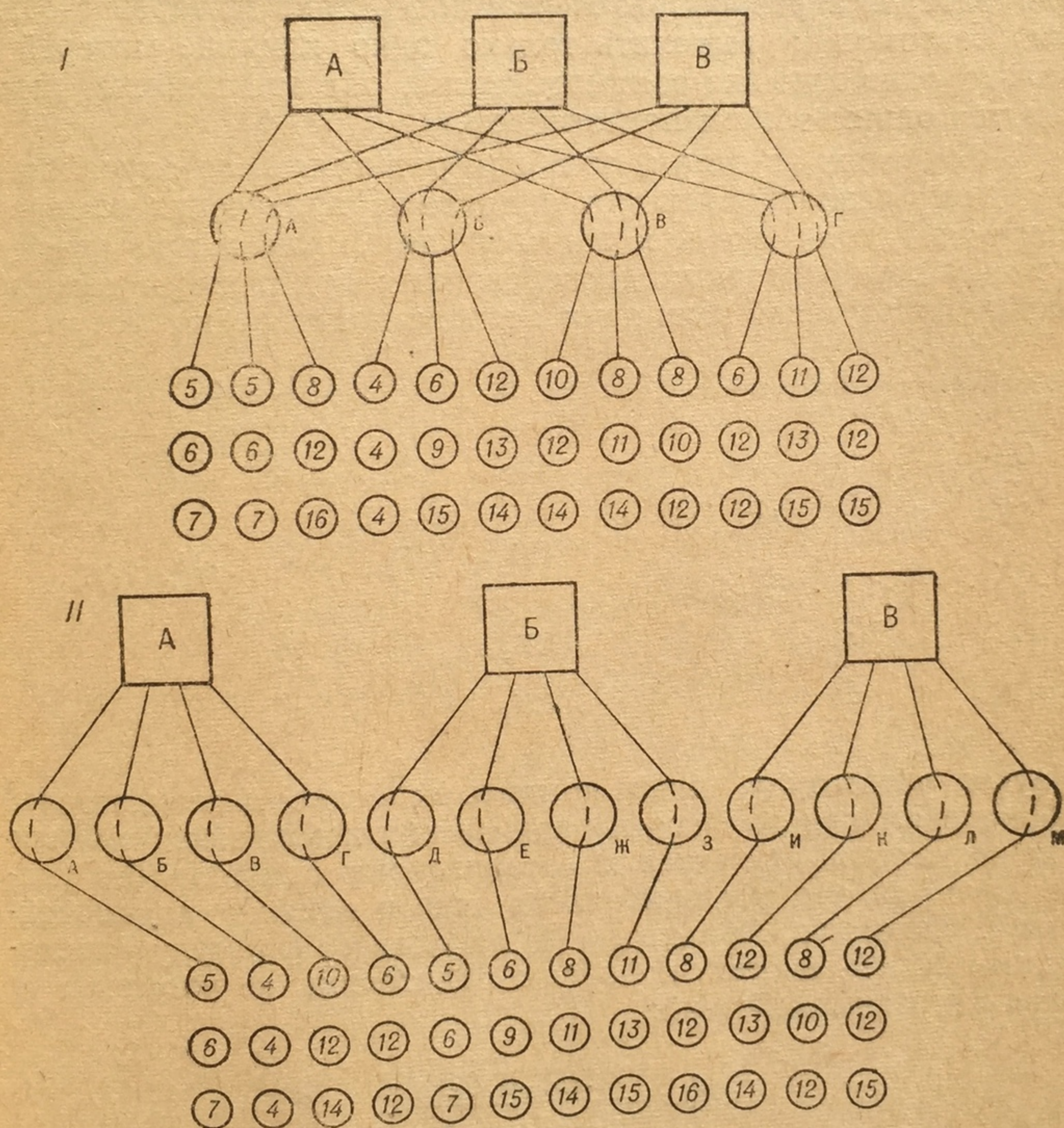


Рис. 6. Схемы полного двухфакторного и иерархического комплексов.

I — полиаллельное скрещивание, полный двухфакторный комплекс; II — обычное скрещивание, иерархический комплекс. А, Б, В — отцы, а, б, в, г, д, е — матери. В малых кружках — плодовитость дочерей.

чтобы к каждому отцу было прикреплено одинаковое число разных матерей, не одних и тех же для разных отцов, и каждая мать имела ст одного отца (а не от всех изучаемых) по равному количеству потомков.

Такое упрощение организации комплексов влечет за собой некоторое снижение объема и точности результатов анализа в части определения степени и достоверности влияния матерей. Все показатели по матерям — сумма квадратов, средний квадрат, показатель достоверности, варианса, показатель наследуемости по матерям — включают в свою величину элементы не одного (материнского), а двух влияний: разнообразия матерей и разнообразия взаимодействий матерей с отцами. Невозможно выделить только одно влияние матерей и только одно влияние взаимодействий, оба эти влияния измеряются одним общим показателем.

Показатели по отцам, по обоим родителям, по случайному и общему разнообразию при анализе иерархических комплексов получаются с такой же точностью, как и при анализе полных двухфакторных дисперсионных комплексов. Соотношение показателей этих двух методов показано ниже:

Двухфакторные дисперсионные комплексы

СК ₁	F ₁	σ ₁ ²	h ₁ ²
СК ₂	F ₂	σ ₂ ²	h ₂ ²
СК _{1.2}	F _{1.2}	σ _{1.2} ²	h _{1.2} ²
СК _z		σ _z ²	
СК _y		σ _y ²	

Иерархические комплексы

СК ₁	F ₁	σ ₁ ²	h ₁ ²
СК _{2 (1.2)}	F _{2 (1.2)}	σ _{2 (1.2)} ²	h _{2 (1.2)} ²
СК _z		σ _z ²	
СК _y		σ _y ²	

Изучая литературу, надо помнить особенность показателей по матерям при анализе иерархических комплексов: обычно эти показатели относятся к материнскому влиянию без указания на то, что тут прибавлено еще и влияние взаимодействий. Например, Абпланалп [4] предлагает формулу определения наследуемости по обоим родителям, не упоминая о влиянии взаимодействий:

$$h_x^2 = \frac{2(D_x + S_x)}{I_x + D_x + S_x}.$$

То же у Грэйбилла и Робертсона [57], давших формулы определения наследуемости по отцам, по матерям (без указания на влияние взаимодействий) и по обоим родителям.

Формулы для анализа равномерных иерархических комплексов с целью изучения наследуемости (табл. 16) аналогичны формулам для анализа полных двухфакторных дисперсионных комплексов. Отличается только определение показателей по матерям, вернее по матерям и взаимодействиям: исходная величина — сумма квадратов — определяется не по средним для матерей, а по разности между влиянием обоих родителей и влиянием отцов: $C_{2(1.2)} = nD_{1.2}^2 - C_1$, а число степеней свободы представляет сумму этих чисел для матерей и для взаимодействий: $r_2 - 1 + (r_1 - 1)(r_2 - 1) = r_1(r_2 - 1)$.

Проиллюстрируем определение показателей наследуемости при анализе иерархических комплексов примером (табл. 17), где:

1) общая сумма квадратов $C_y = \sum (v - M_o)^2$ равна сумме квадратов центральных отклонений каждой даты комплекса от общей средней

$$C_y = (5-10)^2 + (6-10)^2 + \dots + (12-10)^2 + (15-10)^2 = 464;$$

2) сумма квадратов по случайным влияниям $C_z = C_y - n \sum D_{1.2}^2$ равна разности между общей суммой квадратов и увеличенной в n раз суммой квадратов центральных отклонений средних по группам полных sibсов от общей средней

$$C_z = 464 - 3 \cdot \{(6-10)^2 + (4-10)^2 + \dots + (10-10)^2 + (13-10)^2\} = 464 - 3 \cdot 104 = 152;$$

3) сумма квадратов по отцам $C_1 = nr_2 \sum D_1^2$ равна увеличенной в nr_2 раз сумме квадратов центральных отклонений частных средних по отцам от общей средней

$$C_1 = 3 \cdot 4 \{(8-10)^2 + (10-10)^2 + (12-10)^2\} = 12 \cdot 8 = 96;$$

4) сумма квадратов по матерям (и взаимодействиям) $C_{2(1.2)} = n \sum D_{1.2}^2 - C_1$ равна увеличенной в n раз сумме квадратов центральных отклонений частных средних по группам полных sibсов минус сумма квадратов по отцам

$$C_{2(1.2)} = 3 \cdot 104 - 96 = 216.$$

Анализ иерархического комплекса (см. табл. 17) выявил достаточную достоверность наследственных влияний при вероятности безошибочных прогнозов $P > 0,99$.

Показатель наследуемости по обоим родителям

$$h_1^2 = h_1^2 + h_{2(1.2)}^2 = 0,14 + 0,41 = 0,55$$

при анализе наследуемости

$$F_1 = \frac{C}{C}$$

$$F_2 \cdot (1 \cdot$$

$$= \frac{CK_2 \cdot}{CK}$$

вое для каждо
частных сред

Способ
ве анализа
но часто пр
качестве ре
комплекса,
ков (кажд
помета для
Результаты
способу, по
Есть ра
комплексов
ляется к п
сам, получе
конечно, ве
тей анализа
ных двухфа
влияние мат

5*

Таблица 16

при анализе равномерных иерархических комплексов

наследуемости	Определение вариантов, степени наследуемости и доли влияния	
показатели достоверности F	вариансы σ^2	степени наследуемости, доля влияния
$F_1 = \frac{CK_1}{CK_z}$	$\sigma_1^2 = \frac{CK_1 - CK_{2(1 \cdot 2)}}{nr_2}$	$h_1^2 = \sigma_1^2 / \sigma_y^2$
$F_{2(1 \cdot 2)} = \frac{CK_{2(1 \cdot 2)}}{CK_z}$	$\sigma_{2(1 \cdot 2)}^2 = \frac{CK_{2(1 \cdot 2)} - CK_z}{n}$	$h_{2(1 \cdot 2)}^2 = \frac{\sigma_{2(1 \cdot 2)}^2}{\sigma_y^2}$
—	$\sigma_z^2 = CK_z = \sigma_\pi^2$	σ_z^2 / σ_y^2
—	$\sigma_y^2 = \sigma_1^2 + \sigma_{2(1 \cdot 2)}^2 + \sigma_z^2 = \sigma_\varphi^2$	1,000

ное для каждого отца; n — число детей — полных сибсов — от каждой парочки частных средних от общей средней; V — дата; N — общий объем комплекса.

Способ определения показателей наследуемости на основе анализа равномерных иерархических комплексов довольно часто предлагается учеными. Например, Фальконер [41] в качестве рекомендуемого примера описывает анализ такого комплекса, полученного по результатам скрещивания 468 хряков (каждый с двумя разными матками), причем из каждого помета для исследования длины тела взято по два хрячка. Результаты этого анализа, проведенного по общепринятому способу, показаны в табл. 18.

Есть работы, в которых способ анализа иерархических комплексов (без выделения влияния взаимодействий) применяется к полным двухфакторным дисперсионным комплексам, полученным на основе полиаллельных скрещиваний, что, конечно, ведет к явному недоиспользованию всех возможностей анализа. Например, Грэйбилл и Робертсон [57] для полных двухфакторных дисперсионных комплексов, в которых влияние матерей можно отделить от влияния взаимодействий,

Таблица 17

Определение достоверности и степени наследуемости при анализе равномерного иерархического комплекса по материалам скрещиваний трех отцов А, Б, В с двенадцатью разными матерями по четыре матери с каждым отцом

Отцы (1)	А				Б				В				$r_1 = 3$	Полусибсы по отцам			
Матери (2)	а	б	в	г	д	е	ж	з	и	к	л	м	$r_2 = 4$	А	Б	В	Σ
Признак у дочерей (V)	5, 6, 7	4, 4, 4	10, 12, 14	6, 12, 12	5, 6, 7	6, 9, 15	8, 11, 14	11, 13, 15	8, 12, 16	12, 13, 14	8, 10, 12	12, 12, 15	$n = 3$	—
n	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	$N = 36$	12	12	12	36
ΣV	18	12	36	30	18	30	33	39	36	39	30	39	$\Sigma V = 360$	96	120	144	360
M_l	6	4	12	10	6	10	11	13	12	13	10	13	$M_0 = 10$	8	10	12	10
$D = M_l - M_0$	-4	-6	+2	0	-4	0	+1	+3	+2	+3	0	+3	$\Sigma D_{1..2} = 0$	-2	0	+2	0
D^2	16	36	4	0	16	0	1	9	4	9	0	9	$\Sigma D_{1..2}^2 = 104$	4	0	4	$\Sigma D_1^2 = 8$

Разнообразие	Суммы квадратов С	Числа степеней свободы у	Средние квадраты СК	Показатели достоверности F	Вариансы σ^2	Показатели степени влияния $h^2; (\sigma_z^2/\sigma_y^2)$
По отцам (1)	$C_1 = 3 \cdot 4 \cdot 8 = 96$	$3 - 1 = 2$	$СК_1 = \frac{96}{2} = 48$	$\frac{48}{6,33} = \underline{\underline{7,6}}$	$\sigma_1^2 = \frac{48 - 24}{3 \cdot 4} = 2, 0$	$h_1^2 = \frac{2,00}{14,22} = 0,14$

По матерям (2)
и взаимодей-

$$C_2 (1 \cdot 2) =$$

$$= 3 \cdot 104 - 96 =$$

$$3 (4 - 1) = 9$$

$$СК_2 (1 \cdot 2) =$$

$$216$$

$$24$$

$$\sigma_2^2 (1 \cdot 2) =$$

$$h_{22(1 \cdot 2)}^2 =$$

По матерям (2) и взаимодействиям (2)	$C_2 (1 \cdot 2) =$ $= 3 \cdot 104 - 96 =$ $= 216$	$3 (4 - 1) = 9$	$CK_2 (1 \cdot 2) =$ $= \frac{216}{9} = 24$	$\frac{24}{6,33} = \underline{\underline{3,8}}$	$\sigma^2_{2 (1 \cdot 2)} =$ $= \frac{24 - 6,33}{3} = 5,89$	$h^2_{22(1 \cdot 2)} =$ $= \frac{5,89}{14,22} = 0,41$
Случайное (z)	$C_z = 464 -$ $- 3 \cdot 104 = 152$	$36 - 3 \cdot 4 = 24$	$CK_z = \frac{152}{24} =$ $= 6,33$	$\nu_1 \backslash \nu_2$	2	9
				24	9,3 5,6 3,4	4,9 3,2 2,3
				$\sigma^2_z = 6,33$	$\sigma^2_z / \sigma^2_y = 0,45$	
Общее (y)	$C_y = 464$	$36 - 1 = 35$	$CK_y = \frac{464}{35} =$ $= 13,26$		$\sigma^2_y = 2,00 +$ $+ 5,89 + 6,33 =$ $= 14,22$	1,00

Таблица 18

Нахождение показателей наследуемости при анализе равномерных иерархических комплексов по Фальконеру

Разнообразие	Сумма квадратов C	Число степеней свободы ν	Средний квадрат СК	Вариансы σ^2
По отцам . . .	2816	467	6,03	$\sigma_s^2 = \frac{6,03 - 3,81}{2 \cdot 2} = 0,555$
По матерям в пределах отцов .	1689	468	3,81	$\sigma_d^2 = \frac{3,81 - 2,87}{2} = 0,470$
Случайное . . .	2686	936	2,87	$\sigma_\pi^2 = 2,870$
Общее	7191	1871	3,84	$\sigma_\varphi^2 = 3,895$

Наследуемость:

по отцам $h_s^2 = 4 \cdot \sigma_s^2 / \sigma_\varphi^2 = 4 \frac{0,555}{3,895} = 0,568;$

по матерям $h_d^2 = 4 \cdot \sigma_d^2 / \sigma_\varphi^2 = 4 \frac{0,470}{3,895} = 0,488;$

по обоим родителям $h_{s+d}^2 = 2 \frac{\sigma_s^2 + \sigma_d^2}{\sigma_\varphi^2} = 2 \cdot \frac{0,555 + 0,470}{3,895} = 0,526.$

используют три формулы определения показателей наследуемости по отцам, по матерям и по обоим родителям, исходя из структуры иерархических комплексов:

$$h_1^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma^2 + \sigma_D^2 + \sigma_s^2}; \quad h_2^2 = \frac{4\sigma_D^2}{\sigma^2 + \sigma_D^2 + \sigma_s^2}; \quad h_3^2 = \frac{2(\sigma_D^2 + \sigma_s^2)}{\sigma^2 + \sigma_D^2 + \sigma_s^2}.$$

Описанные приемы анализа иерархических комплексов относятся только к полностью равномерным комплексам: у каждого отца одинаковое число матерей, у каждой матери одинаковое число детей.

Сделаны попытки разработать приемы анализа и неравномерных иерархических комплексов, в которых у отцов с неодинаковым числом матерей получено от каждой матери разное число детей. Приведем пример такого приема; техника анализа показана в табл. 19.

Три отца скрещиваются с 9 самками: первый отец с двумя, второй с тремя, а третий с четырьмя разными самками. Всего от скрещивания получено 30 потомков, от каждого из 9 скрещиваний соответственно 3, 3, 2, 3, 4, 3, 3, 4, 5 потомков, так что первый отец имеет 6 потомков, второй 9 и третий 15. В соответствии с этим определяются следующие величины: $N=30$ — общий объем комплекса;

$n=3, 3, 2, 3, 4, 3, 3, 4, 5$ — число потомков от каждого из 9 скрещиваний;

$n_s=6, 9, 15$ — число потомков от каждого отца;

$r_s=3$ — число отцов;

$r_d=2, 3, 4$ — число самок у каждого самца;

$r_x=\Sigma r_d=9$ — число попарных скрещиваний;

$$a_1 = \sum \frac{n^2}{n_s} = \frac{3^2 + 3^2}{6} + \frac{2^2 + 3^2 + 4^2}{9} + \frac{3^2 + 3^2 + 4^2 + 5^2}{15} = 10,1555$$

$$a_2 = \sum \frac{n^2}{N} = \frac{3^2 + 3^2 + 2^2 + \dots + 3^2 + 4^2 + 5^2}{30} = 3,5333;$$

$$a_3 = \sum \frac{n_s^2}{N} = \frac{6^2 + 9^2 + 15^2}{30} = 11,4000;$$

$$k_1 = \frac{1}{r_x - r_s} (N - a_1) = \frac{1}{9 - 3} (30 - 10,1555) = 3,307;$$

$$k_2 = \frac{1}{r_s - 1} (a_1 - a_2) = \frac{1}{3 - 1} (10,1555 - 3,5333) = 3,311;$$

$$k_3 = \frac{1}{r_s - 1} (N - a_3) = \frac{1}{3 - 1} (30 - 11,4000) = 9,300.$$

Анализ такого комплекса начинается с определения средних квадратов обычным образом, по суммам квадратов, деленным на число степеней свободы. В табл. 19 эти величины получены по таким формулам.

Суммы квадратов:

по отцам

$$C_s = \Sigma n_s D_s^2 = 6(4 - 5)^2 + 9(4 - 5)^2 + 15(6 - 5)^2 = 30;$$

Таблица 19

Нахождение показателей наследуемости при анализе неравномерных иерархических комплексов общепринятым способом (по Кемпсону и Кингу и Хендерсону)

Отцы s	1		2			3				$r_s = 3$ $r_d = 2, 3, 4$ $r_x = \sum r_d = 9$ $C_y = 148$	Отцы			$n_s = 6, 9, 15$
Матери d	1	2	3	4	5	6	7	8	9		1	2	3	
Потомки (V)	1, 3, 5	2, 6, 7	1, 3	2, 4, 6	4, 5, 5, 6	3, 4, 5	2, 6, 7	5, 6, 8, 9	4, 6, 8, 9					
n	3	3	2	3	4	3	3	4	5	$N = 30$	6	9	15	$N = 30$
$\sum V$	9	15	4	12	20	12	15	28	35	$\sum V = 150$	24	36	90	$\sum V = 150$
M_l	3	5	2	4	5	4	5	7	7	$M_0 = 5$	4	4	6	$M_0 = 5$
$D = M_l - M_0$	-2	0	-3	-1	0	-1	0	+2	+2	$C_x = \sum nD^2 = 72$	-1	-1	+1	$C_s = \sum n_s D_s^2 = 3$

$$a_1 = 10,1555, \quad a_2 = 3,5333, \quad a_3 = 11,4000$$

$$k_1 = 3,307, \quad k_2 = 3,311, \quad k_3 = 9,3000$$

Разнообразие	Суммы квадратов C	Число степеней свободы ν	Средний квадрат СК	Оценка дисперсии σ^2
По отцам (s)	30	$3 - 1 = 2$	15	$\sigma_s^2 = (15 - 3,619 - 3,311 \cdot 1,022) : 9,3 = 0,860$

$$2 \quad (7 \quad 3,619) : 3,307 = 1,022$$

По матерям и взаимодейст- виям (d)	$72 - 30 = 42$	$9 - 3 = 6$	7	$\sigma_d^2 = (7 - 3,619) : 3,307 = 1,022$
По обоим родите- лям (x)	72	$9 - 1 = 8$	9	$\sigma_x^2 = 1,022 + 0,860 = 1,882$
Внутригруппо- вое (e)	$148 - 72 = 76$	$30 - 9 = 21$	3,619	$\sigma_e^2 = 3,619$
Общее (P)	148	$30 - 1 = 29$	5,103	$\sigma_P^2 = 1,882 + 3,916 = 5,501$

$$h_s^2 = \frac{4 \cdot 0,860}{5,501} = 0,625$$

$$h_d^2 = \frac{4 \cdot 1,022}{5,501} = 0,743$$

$$h_x^2 = \frac{2 \cdot 1,882}{5,501} = 0,684$$

по матерям (и взаимодействиям)

$$C_d = C_x - C_s = 72 - 30 = 42;$$

по обоим родителям

$$C_x = \sum nD^2 = 3(3-5)^2 + 3(5-5)^2 + 2(2-5)^2 + 3(4-5)^2 + \\ + 4(5-5)^2 + 3(4-5)^2 + 3(5-5)^2 + 4(7-5)^2 + 5(7-5)^2 = 72;$$

по внутригрупповому разнообразию

$$C_e = C_P - C_x = 148 - 72 = 76;$$

по общему фенотипическому разнообразию

$$C_P = \sum (V-M)^2 = (1-5)^2 + (3-5)^2 + (5-5)^2 + \dots + \\ + (8-5)^2 + (8-5)^2 + (9-5)^2 = 148.$$

Число степеней свободы:

по отцам

$$r_s - 1 = 3 - 1 = 2;$$

по матерям

$$r_x - r_s = 9 - 3 = 6;$$

по обоим родителям

$$r_x - 1 = 9 - 1 = 8;$$

по внутригрупповому разнообразию

$$N - r_x = 30 - 9 = 21;$$

по общему фенотипическому разнообразию

$$N - 1 = 30 - 1 = 29.$$

Средние квадраты вычисляются путем деления суммы квадратов на соответствующее число степеней свободы.

Оценки дисперсий получают исходя из предполагаемого состава компонентов средних квадратов. Приводим эти компоненты на основе работ Кемпсорна:

Разнообразие

По отцам

По матерям

По обоим родителям

Внутригрупповое

Общее

$$k_1 = \frac{1}{r_x - r_s} (N - a_1)$$

$$a_1 = \sum \frac{n^2}{n_s}$$

По этим формулам можно ожидать, исходя из отцов, что в дальнейшем исследовании, проведенном в табл. 19.

Вопрос о том, насколько это соответствует действительности, пока еще не решен.

Методы разложения дисперсии и исследования влияния факторов, превышающих влияние факторов матерей, представлены в иллюстрациях приложении.

Фальконер [4] исследовал влияние длины тела на иерархическое скрещивание 74 пар 719 потомков. Найдены следующие

Разнообразие

По отцам

По матерям

По обоим родителям

По влиянию жизни

По всем влияниям

Разнообразие	Компоненты средних квадратов	Ожидаемые варианты
По отцам	$СК_s = \sigma_e^2 + k_2 \sigma_d^2 + k_3 \sigma_s^2$	$\sigma_s^2 = (СК_s - \sigma_e^2 - k_2 \sigma_d^2) : k_3$
По матерям	$СК_d = \sigma_e^2 + k_1 \sigma_d^2$	$\sigma_d^2 = (СК_d - \sigma_e^2) : k_1$
По обоим родителям	—	$\sigma_x^2 = \sigma_d^2 + \sigma_s^2$
Внутригрупповое	$СК_e = \sigma_e^2$	$\sigma_e^2 = СК_e$
Общее	—	$\sigma_p^2 = \sigma_x^2 + \sigma_e^2$
$k_1 = \frac{1}{r_x - r_s} (N - a_1)$	$k_2 = \frac{1}{r_s - 1} (a_1 - a_2)$	$k_3 = \frac{1}{r_s - 1} (N - a_3)$
$a_1 = \sum \frac{n^2}{n_s}$	$a_2 = \sum \frac{n^2}{N}$	$a_3 = \sum \frac{n_s^2}{N}$

По этим формулам рассчитана величина вариантов, которую можно ожидать в генеральной совокупности потомков, происшедших от отцов и матерей, подобных тем, которые подверглись изучению. Техника их вычисления показана в табл. 19.

Вопрос о том, каким способом определять показатели наследуемости, пользуясь иерархическими комплексами, окончательно еще не разрешен.

Методы разложения вариантов недостаточно разработаны, и исследователь, применивший их для анализа своего экспериментального материала, нередко получает совершенно непонятные результаты — отрицательные суммы квадратов; влияние факторов, превышающее 100%; влияние отцов и матерей, превышающее общее влияние обоих родителей. Для иллюстрации приведем два примера.

Фальконер [41] описывает разложения вариантов в отношении длины тела мышей на основе анализа неравномерного иерархического комплекса, составленного по результатам скрещивания 74 самцов с 192 самками, от которых получено 719 потомков. На основе данных Фальконера можно составить следующую сводку компонентов для этого комплекса:

Разнообразие	Суммы квадратов	Число степеней свободы	Сред- ние квадра- ты	Оценки варианс
По отцам	1248	73	17,10	0,48
По матерям и взаимодей- ствиям	1273	118	10,79	2,47
По обоим родителям	2521	191	13,20	2,95
По влияниям условий жизни	1154	527	2,19	2,19
По всем влияниям	3675	718	5,12	5,14

Если по этим данным определить показатели наследуемости способом, который описан у Фальконера, получаются следующие величины:

Разнообразие	
По отцам	$h_s^2 \dots \frac{4 \cdot 0,48}{5,14} = 0,37$
По матерям	$h_d^2 \dots \frac{4 \cdot 2,47}{5,14} = 1,92 (?)$
По обоим родителям	$h_{sd}^2 \dots \frac{2 \cdot 2,95}{5,14} = 1,15 (?)$
Паратипические влияния	$\sigma_e^2 / \sigma_P^2 \dots \frac{2,19}{5,14} = 0,43$

Результаты совершенно непонятные.

В работе Кинга и Хендерсона [89], на которую обычно ссылаются как на пример анализа неравномерных иерархических комплексов, описывается применение этих методов при определении наследуемости яйценоскости по отцам и матерям. В приводимом авторами примере комплекс состоит из 5 выводков из трех петухов, имеющих потомство в каждом выводке, но в разных количествах, и 13 кур, причем 4 из них были прикреплены к одному петуху, 5 — к другому и 4 — к третьему. Получено дочерей-несушек от каждой матери неодинаковое количество: от 4 до 12, всего 93 дочери. Разнообразие изучалось в иерархическом порядке:

- 1) между выводками;
- 2) между отцами по выводкам;
- 3) между матерями по отцам и выводкам;
- 4) между родными дочерьми внутри выводков.

В результате разложения эмпирических средних квадратов и выделения из них элементов случайного разнообразия авторами получены следующие компоненты:

Разнообразие	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты	Оценки дисперсий
По выводкам . . .	28 315	4	7079	—31
По отцам	71 008	10	7101	759
По матерям и взаимодействиям . .	109 573	37	2961	—1364
По обоим родителям	180 581	47	3953	—605
Влияние условий жизни	217 101	41	5295	5295
Все влияния . . .	425 997	92	4630	4659

Если на основе этих данных определить показатели наследуемости по формулам, приводимым авторами, то получатся следующие значения:

по отцам

$$h_s^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} = \frac{4 \cdot 759}{759 - 1364 + 5295} = \frac{3036}{4690} = 0,65;$$

по матерям

$$h_d^2 = \frac{4\sigma_d^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} = \frac{4 \cdot (-1364)}{759 - 1364 + 5295} = \frac{-5456}{4690} = -1,16(??);$$

по обоим родителям

$$h_{s+d}^2 = \frac{2(\sigma_s^2 + \sigma_d^2)}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} = \frac{2 \cdot (759 - 1364)}{759 - 1364 + 5295} = \frac{2 \cdot (-605)}{4690} = -0,26(??).$$

Ввиду очевидной нелепости таких результатов сами авторы не приводят в цитируемой работе показателей наследуемости, хотя именно это и было целью их исследования. Факт получения отрицательных вариантов авторы интерпретируют так: «Отрицательные величины вариантов вполне возможны в небольших выборках — в таких, как в приведенном примере».

С этим нельзя согласиться по той причине, что квадрат любой величины, или средняя сумма квадратов любых величин, не может иметь отрицательного значения ни при малом, ни при большом числе исследованных объектов за исключением тех случаев, когда определяются границы, в которых может находиться генеральная вариация (доверительные пределы). В таких случаях минимальное значение может получиться меньше нуля. Но при этом обязательно указание и максимально возможного значения генеральной вариации, чего не делается при разложении среднего квадрата описанными способами.

По отношению к этим способам предстоит еще дополнительное исследование причин, приводящих не так уж редко к получению непонятных результатов. Такие необъяснимые и бесполезные результаты могут получаться:

1) или вследствие того, что в данном случае неприменима основная математическая модель: разные выборки из одной общей генеральной совокупности;

2) или вследствие несостоятельности используемых способов разложения средних квадратов и получения факториальных вариантов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ С РАЗЛОЖЕНИЕМ И БЕЗ РАЗЛОЖЕНИЯ СРЕДНЕГО КВАДРАТА

Необходимо отметить, что получение отрицательных значений факториальных вариантов — вовсе не редкое явление в тех исследованиях, где применяется разложение средних квадратов на факториальную и случайную части.

Снедекор, автор специального исследования по компонентам факториального среднего квадрата, приводит [176] результаты 25 опытных определений факториальной варианты. Из 25 комплексов, анализированных по описываемой точно выполненной методике, самим Снедекором получено 7 отрицательных значений величины σ_A^2 , что составляет 28%.

Появление отрицательных оценок факториальной варианты Снедекор объясняет тем, что такой результат, невозможный в совокупности (что утверждает сам Снедекор), все же мог получиться, вероятно, или вследствие выборочного преуменьшения межгруппового среднего квадрата, или вследствие преувеличения внутригруппового среднего квадрата, или при наличии обеих этих причин. Но все это, утверждает Снедекор, не свидетельствует против нулевой гипотезы $\sigma_A^2 = 0$.

Это объяснение было бы приемлемым, если бы величина σ_A^2 рассматривалась как минимально возможная из двух доверительных границ генерального значения величины σ_A^2 . На

самом же деле величина $\sigma_A^2 = \frac{СК_x - \sigma_z^2}{n}$ принимается как един-

ственный показатель генерального значения без указания, что это только минимальная, одна из двух доверительных границ генеральной величины показателя наследуемости.

В работах лаборатории генетических основ селекции животных Института цитологии и генетики СО АН СССР при сравнительном анализе свойств различных показателей наследуемости сопоставлялись также и такие два показателя:

$h^2 = C_x/C_y$ — показатель наследуемости, равный отношению сумм квадратов: факториальной к общей. Основан на принятии единой — первой — модели для определения обеих характеристик наследуемости. Получается без разложения среднего квадрата;

$$h^2 = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_y^2} - \frac{\sigma_z^2}{\sigma_y^2}$$

Сопоставляя
потомстве отде
ным стадам Н
результаты сравн
зайству СибНИ

Про

Ко
Ю
Че
Ма
Ло
Че
Ло
Ж
Си
Хо
Сн
Ви
Уд
Га
Ле
Си
Зе

Аналогичны
племхозам, пок
ложением сред
полученным бе
иногда приним
бывает с показ
него квадрата.

Для выясне
рия рекогносци
тических модел

* Без разложен
** С разложен

$h^2 = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_y^2}$ — показатель наследуемости, равный отношению
 дисперсий: факториальной к общей, причем пер-
 вая получена на основе разложения фактори-
 ального среднего квадрата $\sigma_x^2 = \frac{СК_x - СК_z}{n}$, а
 вторая равна сумме факториальной и случайной
 дисперсий $\sigma_y^2 = \sigma_x^2 + \sigma_z^2$.

Сопоставлялись показатели наследуемости по матерям в
 потомстве отдельных производителей по нескольким племен-
 ным стадам Новосибирской области и Алтайского края. Ре-
 зультаты сравнения по одному из племхозов — опытному хо-
 зяйству СибНИИЖа — таковы:

Производители	Жирномолочность		Обильно- молочность	
	1*	2**	1*	2**
Король . . .	0,66	0,69	0,03	-0,01
Юмор . . .	0,58	0,32	0,24	0,11
Челнок . . .	0,55	0,31	0,15	0,06
Марс . . .	0,54	0,68	0,09	0,07
Лорд . . .	0,53	0,50	0,38	0,31
Чемпион . . .	0,38	0,36	0,03	0,06
Ловкий . . .	0,28	0,19	0,50	0,20
Живгар . . .	0,27	0,23	0,04	0,01
Сибфриз . . .	0,26	0,20	0,03	-0,16
Хорум . . .	0,24	0,26	0,11	0,11
Снежок . . .	0,24	0,12	0,05	0,04
Вирус . . .	0,24	0,18	0,07	0,01
Удалый . . .	0,22	0,19	0,02	0,01
Гарпун . . .	0,18	0,20	0,05	0,05
Лебедь . . .	0,16	-0,41	0,06	0,03
Симон . . .	0,09	-0,03	0,04	-0,26
Зевс . . .	0,02	-0,21	0,22	0,22

Аналогичные сопоставления, проведенные и по другим
 племхозам, показывают, что показатели наследуемости с раз-
 ложением среднего квадрата в общем близки к показателям,
 полученным без этого разложения, но менее устойчивы и
 иногда принимают отрицательные значения, чего никогда не
 бывает с показателями, полученными без разложения сред-
 него квадрата.

Для выяснения причин таких расхождений проведена се-
 рия рекогносцировочных исследований на различных матема-
 тических моделях.

* Без разложения факториального среднего квадрата h^2 .

** С разложением факториального среднего квадрата h^2 .

В одной работе были составлены четыре генеральные совокупности дочерей от четырех матерей и одного отца, из которых для организации четырех градаций дисперсионного комплекса брались выборки (рэндомизированно, по десяти дат в каждую градацию, при помощи таблицы случайных чисел). По каждому выборочному комплексу определялось два показателя наследуемости (табл. 20): без разложения среднего квадрата h^2 и с его разложением $h^{\Lambda 2}$.

Таблица 20

Техника расчетов показателей наследуемости без разложения среднего квадрата (h^2) и с его разложением ($h^{\Lambda 2}$)

Разнообразие	Сумма квадратов C	Число степеней свободы v	Средний квадрат СК
Факториальное (x)	3962	3	1321
Случайное (z)	4187	36	116
Общее (y)	8149	39	209

$$h^2 = C_x / C_y = 3962 / 8149 = 0,49;$$

$$\sigma_x^2 = \frac{СК_x - СК_z}{n} = \frac{1321 - 116}{10} = 121;$$

$$\sigma_y^2 = \sigma_x^2 + СК_z = 121 + 116 = 237;$$

$$h^{\Lambda 2} = \sigma_x^2 / \sigma_y^2 = 121 / 237 = 0,51.$$

Всего по этой серии опытов было составлено 14 комплексов; результаты анализов следующие:

Номер комплекса	h^2 без разложения среднего квадрата	$h^{\Lambda 2}$ с разложением среднего квадрата
1	0,72	0,75
2	0,68	0,71
3	0,66	0,66
4	0,66	0,69
5	0,63	0,66
6	0,57	0,60
7	0,57	0,59
8	0,53	0,60
9	0,49	0,51
10	0,49	0,51
11	0,45	0,47
12	0,42	0,44
13	0,42	0,43
14	0,30	0,30
Средние по 14 выборным комплексам	0,54	0,56
Генеральное значение	0,51	

Получилось столь хорошее сходство обоих показателей, что появилась мысль о возможности использовать в практической работе один из них, менее сложный по технике расчетов. Чтобы проверить эту возможность для любой степени наследуемости, были составлены модели. Для полного ряда степеней наследственного влияния родителей на детей, определяемых долей факториальной суммы квадратов в общей их сумме, — от 0,1 до 0,9 определялись оба показателя наследуемости: без разложения и с разложением среднего квадрата. Модели строились для различного числа градаций r при различной повторности n и, следовательно, различном объеме комплекса ($N=nr$).

Анализ двух наиболее интересных моделей (табл. 21, рис. 7) свидетельствует о явной и совершенно правильной зависимости второго показателя от первого.

Таблица 21

Сопоставление двух показателей наследуемости по двум различным модельным комплексам при степени наследственного влияния от 0,1 до 0,9

Суммы квадратов			Средние квадраты			Вариансы		Показатели наследуемости	
C_x	C_z	C_y	$СК_x$	$СК_z$	$СК_y$	$\frac{\Lambda_{\sigma^2}}{СК_x - СК_z}$	$\frac{\Lambda_{\sigma^2}}{СК_z}$	без разложения h^2	с разложением $\frac{\Lambda}{h^2}$
						n	$\frac{\Lambda_{\sigma^2}}{СК_z} + \frac{\Lambda_{\sigma^2}}{СК_x}$		

$r = 4, n = 5, N = 20$ ($v_x = 3; v_z = 16; v_y = 19$)

90	10	100	30,00	0,63	5,27	5,87	6,50	0,90	0,90
80	20	100	26,67	1,25	5,27	5,09	6,34	0,80	0,80
70	30	100	23,33	1,87	5,27	4,28	6,15	0,70	0,69
60	40	100	20,00	2,50	5,27	3,50	6,00	0,60	0,58
50	50	100	16,67	3,13	5,27	2,72	5,85	0,50	0,47
40	60	100	13,33	3,75	5,27	1,91	5,66	0,40	0,34
30	70	100	10,00	4,38	5,27	1,13	5,51	0,30	0,21
20	80	100	6,67	5,00	5,27	0,33	5,33	0,20	0,06
10	90	100	3,33	5,63	5,27	-0,46	5,17	0,17	-0,09

$r = 50, n = 2, N = 100$ ($v_x = 49; v_z = 50; v_y = 99$)

450	50	500	9,18	1,00	5,05	4,09	5,09	0,90	0,80
400	100	500	8,16	2,00	5,05	3,08	5,08	0,80	0,61
350	150	500	7,14	3,00	5,05	2,07	5,07	0,70	0,41
300	200	500	6,12	4,00	5,05	1,06	5,06	0,60	0,21
250	250	500	5,10	5,00	5,05	0,05	5,05	0,50	0,01
200	300	500	4,08	6,00	5,05	-0,96	5,04	0,40	-0,19
150	350	500	3,06	7,00	5,05	-1,97	5,03	0,30	-0,39
100	400	500	2,04	8,00	5,05	-2,98	5,02	0,20	-0,60
50	450	500	1,02	9,00	5,05	-3,99	5,01	0,10	-0,80

При регулярном уменьшении h^2 также регулярно уменьшается и \hat{h}^2 , но более быстрым темпом. Этот темп зависит только от структуры комплекса: от числа градаций r и числа повторностей n . При большем объеме (рис. 7, б) $N=nr=100$ темп уменьшения второго показателя оказался столь силь-

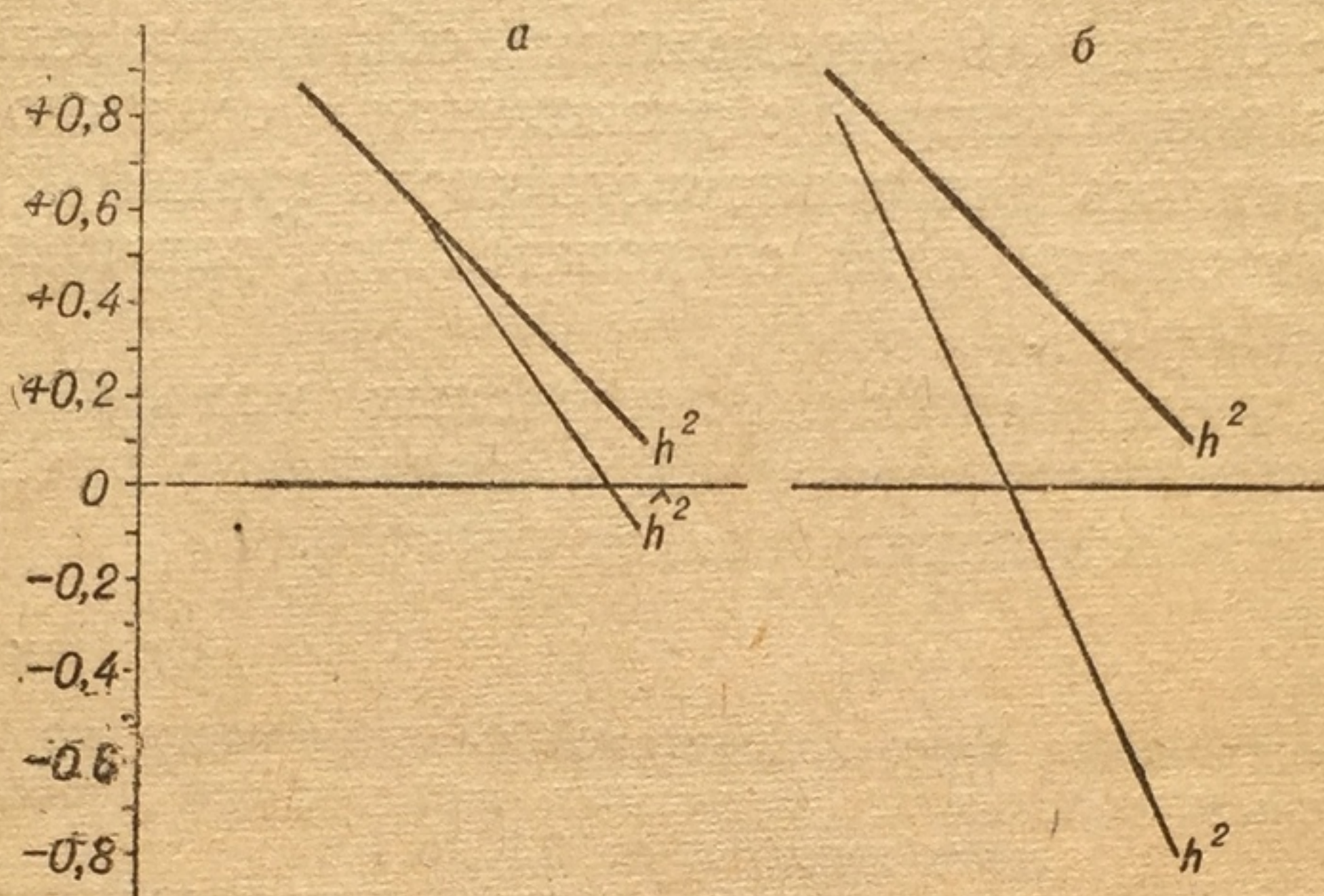


Рис. 7. Сопоставление двух рядов показателей наследуемости: без разложения среднего квадрата h^2 и с его разложением \hat{h}^2 при различной структуре дисперсионных комплексов.
а — $r=4$, $n=5$, $N=20$; б — $r=50$, $n=2$, $N=100$.

ным, что уже примерно с $h^2=0,5$ \hat{h}^2 перешел нулевую черту и показатели наследуемости стали отрицательными:

$h^2 = C_x/C_y$	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
$h^2 = \frac{\hat{\Delta}_2}{\sigma_x^2/\sigma_y^2}$	0,80	0,61	0,41	0,21	0,01	-0,19	-0,39	-0,60	-0,80

При $N=nr=20$ (рис. 7, а) h^2 ниже нулевой черты незначительно: $h_2=0,1$ (по точным вычислениям до 0,158):

$h^2 = C_x/C_y$	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
$h^2 = \frac{\hat{\Delta}_2}{\sigma_x^2/\sigma_y^2}$	0,90	0,80	0,69	0,58	0,47	0,34	0,21	0,06	-0,09

Такие же закономерности наблюдались во всех 14 комплексах.

В результате этого исследования выявлена следующая основная закономерность: показатель наследуемости, получаемый на основе разложения среднего квадрата, есть точная математическая функция от показателя, получаемого без такого разложения. Эта функция может быть выражена формулой

$$\hat{h}^2 = \frac{h^2(nr-1) - r + 1}{(h^2 + r)(n-1) - n + 1},$$

из которой следует, что при данном значении h^2 величина \hat{h}^2 зависит только от числа градаций r и повторностей n дисперсионного комплекса. Формула эта найдена на основе анализа обширного материала как конкретного — производственного, так и теоретического — модельного. Проверка ее показала, что она совершенно точно описывает чисто математическую связь между обоими описываемыми показателями.

Ближайшим практическим следствием найденной закономерности может быть отказ от вычислений, необходимых для разложения среднего квадрата и получения второго показателя наследуемости. Достаточно довести анализ дисперсионного комплекса только до получения сумм квадратов и не производить дальнейших расчетов средних квадратов и вариантов. Отношение факториальной суммы квадратов к общей даст величину первого показателя $h^2 = C_x/C_y$, подставив его в приведенную формулу, получим сразу значение и второго показателя \hat{h}^2 .

Можно заранее составить таблицу значений \hat{h}^2 , где этот показатель будет определяться по показателю $h^2 = C_x/C_y$ без вычислений (табл. 22).

Таблица 22

Таблица для нахождения без дополнительных вычислений показателя наследуемости \hat{h}^2 по показателю $h^2 = C_x/C_y$, числу градаций комплекса r и повторностям n

Число градаций		$r = 2$			$r = 5$			$r = 10$		
повторность n		2	4	6	2	4	6	2	4	6
$h^2 = C_x/C_y$	0,5	0,33	0,56	0,60	0,11	0,41	0,47	0,05	0,37	0,44
	0,3	-0,08	0,23	0,35	-0,30	0,13	0,22	-0,35	0,10	0,19
	0,1	-0,64	-0,09	0,02	-0,69	-0,17	-0,05	-0,78	-0,19	-0,07

Например, на основе простого анализа комплекса с $r=5$, $n=2$ найден показатель наследуемости $h^2 = C_x/C_y = 0,30$, требуется определить и показатель $\hat{h}^2 = \sigma_x^2/\sigma_y^2$. Это можно сделать без дополнительных вычислений по табл. 22. Найдем графу $n=2$ при $r=5$. Во второй строке ($h^2=0,3$) этой графы стоит искомое значение $\hat{h}^2 = -0,30$.

Сравнительный анализ свойств двух описываемых показателей наследуемости выявил еще одну очень важную деталь в образовании второго показателя $\hat{h}^2 = \sigma_x^2/\sigma_y^2$. Оказалось,

что отрицательные значения его — вовсе не результат малочисленности подопытного материала и ошибок репрезентативности выборочных исследований. Если при определенных условиях этот показатель становится меньше нуля, то это его свойство, его особенность математического порядка.

Например, при $h^2=0,3$ и объеме комплекса $N=rn=10 \cdot 2=20$ (см. табл. 22) значение $\hat{h}^2=-0,35$ отрицательно, а при меньшем объеме $N=rn=2 \cdot 6=12$ положительно — $\hat{h}^2=0,35$.

Можно даже заранее предвидеть, когда этот показатель станет отрицательным. Если в приведенной формуле зависимости второго показателя от первого приравнять числитель нулю и из полученного выражения определить величину h^2

$$h^2(nr-1)-r+1=0, \quad h^2=\frac{r-1}{nr-1},$$

то это будет условием, при котором второй показатель равен нулю: при $h^2=\frac{r-1}{nr-1}$ $\hat{h}^2=0$. Следовательно, при всех значениях $h^2 < \frac{r-1}{nr-1}$ величина второго показателя будет меньше нуля.

Как видно, при данном значении h^2 отрицательное значение \hat{h}^2 определяется только элементами организации дисперсионного комплекса — числом градаций r и повторностью n .

Можно составить таблицу, в которой заранее рассчитать те значения h^2 , при которых показатель \hat{h}^2 равен нулю, причем для значений h^2 меньше табличных второй показатель будет отрицательным (табл. 23). Например, во всех комплексах с $r=6$ и $n=2$ при всех значениях первого показателя

$h^2 < 0,45$ величина второго показателя отрицательна ($\hat{h}^2 < 0$).

Описываемое свойство второго показателя наследуемости, получаемого на основе разложения среднего квадрата, служит причиной крайней неустойчивости этого показателя (см. табл. 23). Например, изучается признак с наследственной обусловленностью фенотипического разнообразия $C_x/C_y=0,40$. Если изучение проводится на комплексе с $r=10$ и $n=2$, второй показатель наследуемости \hat{h}^2 получит отрицательное значение, а если при том же числе градаций $n=3$, этот показатель станет положительным. Первый же показатель в обоих случаях сохранит одну и ту же величину: $h^2=0,40$.

Недостатки описываемого показателя особенно заметны

при сравнении
двуместности, п
(табл. 24).

\hat{h}^2 — показ
разло
тах:

\hat{h}^2_a — полу

\hat{h}^2_b — без п

h^2 — показ

ния
лей

Сопоставление

средне

Наследуемость

по отдам

по матер

взаимод

ствиям

по обоим

дителям

Доля влияни

условий ж

Все влияния

Таблица 23

Значения h^2 , при которых $\overset{\Lambda}{h}^2$ равен нулю

$n \backslash r$	2	3	4	5	10	20
40	0,49	0,33	0,25	0,20	0,20	0,05
10	0,47	0,31	0,23	0,18	0,09	0,05
6	0,45	0,29	0,22	0,17	0,08	0,04
4	0,43	0,27	0,20	0,16	0,08	0,04
2	0,33	0,20	0,14	0,11	0,05	0,03

при сравнении его значений со значениями показателя наследуемости, получаемого без разложения среднего квадрата (табл. 24). В этой таблице

$\overset{\Lambda}{h}^2$ — показатель наследуемости, определяемый на основе разложения среднего квадрата. Дается в двух вариантах:

$\overset{\Lambda}{h}_a^2$ — получаемый с применением множителей 4 и 2 и

$\overset{\Lambda}{h}_b^2$ — без применения этих множителей;

h^2 — показатель наследуемости, определяемый без разложения среднего квадрата и без использования множителей 4 и 2.

Таблица 24

Сопоставление показателей наследуемости, получаемых с разложением среднего квадрата ($\overset{\Lambda}{h}_a^2$, $\overset{\Lambda}{h}_b^2$) и без этого разложения (h^2)

	Пример из табл. 19			Пример Фальконера			Пример Кинга и Хендерсона		
	$\overset{\Lambda}{h}^2$		h^2	$\overset{\Lambda}{h}^2$		h^2	$\overset{\Lambda}{h}^2$		h^2
	а	в		а	в		а	в	
Наследуемость по отцам	0,63	0,16	0,20	0,37	0,09	0,34	0,65	0,16	0,16
по матерям и взаимодействиям	0,74	0,18	0,28	1,92	0,48	0,35	-1,16	-0,26	0,26
по обоим родителям	0,68	0,34	0,48	1,15	0,57	0,69	-0,26	-0,12	0,42
Доля влияния условий жизни	0,66	0,66	0,52	0,43	0,43	0,31	1,14	1,14	0,58
Все влияния	?	1,00	1,00	?	1,00	1,00	?	?	1,00

Сильная неустойчивость, зависимость от чисто организационных деталей исследования (число градаций комплекса, повторность), не отражающий никаких генетических явлений переход в зону отрицательных значений — все эти недостатки показателя наследуемости, получаемого на основе разложения квадрата, делают его малоприменимым для практических измерений степени наследуемости. Поэтому при определении показателей наследуемости второй категории следует отказаться от методов, требующих разложения среднего квадрата. Названные показатели, определяемые без разложения среднего квадрата, не имеют указанных выше недостатков и потому могут применяться при определении степени наследуемости.

Применение этих показателей может быть обосновано еще и следующими соображениями.

Из двух описанных моделей построения дисперсионного комплекса для определения показателей наследуемости наиболее подходит та, при которой градации комплекса рассматриваются как выборки из разных генеральных совокупностей. В самом деле, если градации организуются, например, по отцам, то это значит, что уже заранее предполагается наличие нескольких отдельных генеральных совокупностей детей каждого изучаемого отца в отдельности. Эти генеральные совокупности представлены в дисперсионном комплексе отдельными градациями — выборками, дисперсионный анализ которых выявляет степень генетического разнообразия генеральных совокупностей по отцам и влияние этого разнообразия на фенотипическое разнообразие потомства.

При такой исходной модели разнообразие частных средних не зависит от разнообразия особей внутри каждой градации, как это было бы, если бы все градации были выборками из одной генеральной совокупности (другая модель).

Поэтому факториальный средний квадрат, измеряющий разнообразие частных средних, совершенно не зависит от внутригруппового среднего квадрата, характеризующего в данном случае среднюю степень случайного разнообразия, среднюю для тех отдельных генеральных совокупностей, которые имеют своих представителей в комплексе, в его отдельных градациях.

Именно эта средняя степень случайного разнообразия и служит эталоном для оценки величины факториального разнообразия (разнообразия частных средних) при определении показателя достоверности влияний $F = SK_x / SK_y = \sigma_x^2 / \sigma_y^2$.

Таким образом, используется единая исходная модель для определения как степени, так и достоверности наследственных влияний, а не две противоположные модели (одна для

определения степени, а другая — достоверности наследуемости). В такой модели факториальный средний квадрат не содержит в себе никаких элементов случайного разнообразия и поэтому не может быть разложен на факториальную и случайную части. Факториальный средний квадрат полностью приравнивается факториальной вариансе, которая при определении показателей наследуемости становится показателем генетического разнообразия, или генетической вариансой. Внутригрупповой средний квадрат остается показателем паратипического разнообразия, или паратипической вариансой. Эти две вариансы в сумме составляют общую фенотипическую вариансу.

Чтобы такое суммирование было возможно, необходимо обе частные вариансы рассчитывать не так, как это делается, когда по их отношению определяется достоверность наследуемости (факториальная варианса приравнивается соответствующей сумме квадратов, деленной на число граций без одной, а случайная варианса — соответствующей сумме квадратов, деленной на объем комплекса без числа граций или без произведения числа граций по отцам и матерям). Вариансы рассчитываются путем деления обеих соответствующих сумм квадратов на одну и ту же величину: или на число степеней свободы для общего (а не частных!) разнообразия, или просто на объем комплекса.

Аналогичным способом — при едином знаменателе — рассчитываются вариансы и в двухфакторных дисперсионных комплексах при определении показателей наследуемости по обоим родителям. Для получения показателя наследуемости берется отношение генетической и общей варианс; генетическая варианса рассчитывается вторым способом.

Различия в расчете и использовании варианс показаны ниже:

Вариансы	Определение достоверности наследуемости	Разложение фенотипической вариансы	Определение показателя наследуемости
Генетическая (факториальная) .	$\sigma_{\gamma}^2 = \frac{C_x}{r-1}$	$\sigma_{\gamma}^2 = \frac{C_x}{N-1}$	$\sigma_{\gamma}^2 = \frac{C_x}{N-1}$
Паратипическая (случайная)	$\sigma_{\pi}^2 = \frac{C_z}{N-r}$	$\sigma_{\pi}^2 = \frac{C_z}{N-1}$	$\sigma_{\pi}^2 = \frac{C_z}{N-1}$
Фенотипическая (общая)	$\sigma_{\varphi}^2 = \frac{C_y}{N-1}$	$\sigma_{\varphi}^2 = \frac{C_y}{N-1}$	$\sigma_{\varphi}^2 = \frac{C_y}{N-1}$
Отношения и суммы варианс	$F = \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\pi}^2$	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2$	$h^2 = \frac{\sigma_{\gamma}^2}{\sigma_{\varphi}^2} = C_x / C_y$

Определение показателя наследуемости описываемым способом, без разложения среднего квадрата, может быть значительно упрощено и сведено к получению отношения просто сумм квадратов.

$$h^2 = \sigma_v^2 / \sigma_\phi^2 = \frac{C_x}{N-1} / \frac{C_y}{N-1} = C_x / C_y.$$

Этот способ расчета показан в табл. 20.

Для дополнительной характеристики метода определения показателей наследуемости без разложения среднего квадрата следует отметить, что все методы разложения другой величины — генетической вариансы, — используемые Фальконе-ром, Лернером, Састри, Ганемом, Захером, Абдуль-Фадлем, Солиманом, описанные в следующей главе, основаны на предположении, что общая генетическая варианса получена без разложения среднего квадрата, путем деления факториальной суммы квадратов на объем комплекса.

Разложение генотипической вариансы

Методы разложения фенотипической вариансы на две основные части: факториальную (генотипическую) и случайную (паратипическую) — могут быть усовершенствованы в связи с развитием учения о наследовании количественных признаков.

Работы в этом направлении начинаются с простейших приемов более точного определения генотипической вариансы на лабораторных животных. Об этом сообщает, например, Лаш [104]: «Идеальным методом измерения степени наследуемости должно быть сравнение вариансы данного признака в общей популяции со средней вариансой по чистым линиям, взятым из этой популяции». Пример определения показателя наследуемости таким совершенным способом дает Фалькoner [41] (табл. 25).

Очевидно, такие методы возможны только в применении к лабораторным животным. О возможности использовать подобные методы при изучении наследуемости признаков у сельскохозяйственных животных Лаш [104] дает следующие замечания.

«В популяциях сельскохозяйственных животных чистым линиям могут соответствовать только однояйцевые двойни с идентичным генотипом; но они вообще очень редки и явно отражают в своих признаках влияние материнского организма».

Таблица 25

Определение генотипической и паратипической вариации и показателя наследуемости длины грудной части тела у дрозофилы по Фальконеру

Группы объектов	Компоненты вариации	Найденные значения
Смешанная популяция	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2$	0,366 фенотипическая вариация
Генетически однородная группа (от скрещивания двух высокоинбредных линий)	σ_{π}^2	0,186 паратипическая вариация
Генотипическая вариация	$\sigma_{\gamma}^2 = \sigma_{\varphi}^2 - \sigma_{\pi}^2$	$0,366 - 0,186 = 0,180$
Показатель наследуемости	$h^2 = \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\varphi}^2$	$180/366 = 0,49$

«Несколько лучшие результаты дает селекция в противоположных направлениях в течение нескольких поколений. Разность популяционных средних, если она вызвана указанной селекцией, дает оценку величины исходной вариации, которая равна аддитивной части генотипической вариации, но содержит небольшую часть эпистатической вариации».

«Наиболее приемлемыми методами определения наследуемости у сельскохозяйственных животных должны считаться сравнения сходства или различия между родственниками. Такая оценка включает аддитивную часть генотипической вариации, часть, вызванную эпистазисом, и часть генотипической вариации, вызванную отклонениями от аддитивной схемы доминированием».

«Наибольшее затруднение заключается в оценке влияния условий жизни на сходство между родственниками».

«Меньшее затруднение заключается в том, что система скрещивания может в большей или меньшей степени отличаться от случайного скрещивания».

В настоящее время отдельный учет всех влияний, нарушающих простую схему аддитивного наследования, разработан лишь для лабораторных животных, притом таких, генетика которых достаточно изучена. Для сельскохозяйственных животных методы такого учета только намечаются. Поэтому некоторые ученые, наиболее эрудированные в вопросах изучения наследования количественных признаков, считают возможным рекомендовать две ступени определения показателей наследуемости. Первая ступень — это определение показателей наследуемости на основе простого разложения фе-

нотипической вариансы на две основные части: генотипическую и паратипическую (разложение первой степени). Такие методы могут применяться во всех случаях, когда ничего неизвестно и ничего нельзя предположить о числе и характере генов, определяющих развитие изучаемого признака в определенной популяции. Вторая ступень — это определение показателей наследуемости на основе полного разложения фенотипической вариансы, при котором генотипическая варианса сама расчленяется на свои составные части (разложение второй степени). Такие методы могут применяться во всех случаях, когда известны в той или иной степени число и характер генов, определяющих развитие изучаемого признака в определенных условиях.

Наиболее интересны в этом отношении работы двух исследователей — Лернера и Фальконера.

Лернер [99 а] предлагает два показателя: показатель наследуемости в широком смысле, равный отношению всей генотипической вариансы к фенотипической

$$h^2 = \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\varphi}^2; \sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2$$

и показатель наследуемости в узком смысле, равный отношению только одной части генотипической вариансы, а именно аддитивной вариансы, к фенотипической

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_{\varphi}^2; \sigma_{\varphi}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{\pi}^2,$$

где σ_A^2 и σ_B^2 — вариансы аддитивных и неаддитивных генетических влияний.

Тот же автор дает такую общую схему разложения фенотипической вариансы:

$$\sigma_{\varphi}^2 = \underbrace{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{\epsilon}^2}_{\sigma_{\gamma}^2} + \underbrace{\sigma_{\pi'}^2 + \sigma_{\pi''}^2}_{\sigma_{\pi}^2}$$

где σ_A^2 — аддитивная варианса;
 σ_D^2 — варианса доминирования;
 σ_{ϵ}^2 — варианса эпистазиса;
 $\sigma_{\pi'}^2$ — варианса случайного разнообразия отдельных особей;
 $\sigma_{\pi''}^2$ — варианса посемейного разнообразия негенного характера, включающая и влияние организма матери в период плодоношения.

Фалькон
звать два
обусловлен
сы к фено
мостью)

и всей гено
нер называ
признака)

Он дает
вариансы:

где σ_A^2 —
 σ_D^2 —
 σ_{AA}^2 —
 σ_{AD}^2 —
 σ_{DD}^2 —
 $\sigma_{\pi'}^2$ —
 $\sigma_{\pi''}^2$ —

Некото
лению нас
вариансы.
Фалько
пической в
тивную и
тырех при

Фальконер [41], как и Лернер, считает возможным использовать два отношения варiances при изучении наследственной обусловленности разнообразия признака: аддитивной варiances к фенотипической (Фальконер называет его наследуемостью)

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\varphi^2$$

и всей генотипической варiances к фенотипической (Фальконер называет его степенью генетической обусловленности признака)

$$h^2 = \sigma_\gamma^2 / \sigma_\varphi^2$$

Он дает такую общую схему разложения фенотипической варiances:

$$\sigma_\varphi^2 = \underbrace{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2}_{\sigma_\gamma^2} + \underbrace{\sigma_{\pi'}^2 + \sigma_{\pi''}^2}_{\sigma_\pi^2},$$

- где σ_A^2 — аддитивная варiances;
 σ_D^2 — варiances доминирования;
 σ_{AA}^2 — варiances взаимодействия между аддитивными отклонениями средних уровней двух локусов;
 σ_{AD}^2 — варiances взаимодействия между аддитивными отклонениями среднего уровня одного локуса и отклонениями, вызванными доминированием другого локуса;
 σ_{DD}^2 — варiances взаимодействия между отклонениями, вызванными доминированием двух локусов;
 $\sigma_{\pi'}^2$ — варiances невыявляемого, неорганизованного, случайного разнообразия отдельных особей (внутригрупповая);
 $\sigma_{\pi''}^2$ — варiances выявляемого посемейного разнообразия негенного характера (межгрупповая паратипическая).

Некоторые авторы приводят результаты работ по определению наследуемости на основе разложения генотипической варiances.

Фальконер [41] сообщает результаты разложения генотипической варiances в долях на две основные части — аддитивную и неаддитивную при определении наследуемости четырех признаков дрозофилы. Эти результаты с небольшими

Таблица 26

Разложение фенотипической вариансы второй степени
в долях для четырех признаков дрозофилы по
Фальконеру

Признаки	Вариансы				
	генетическая			пара- типи- ческая $\sigma^2/\sigma^2_{\pi/\varphi}$	фено- типи- ческая 1,00
	доля				
	аддитивной части $\sigma^2_A/\sigma^2_{\varphi}$	неадди- тивной части $\sigma^2_B/\sigma^2_{\varphi}$	всей гене- тической вариансы $\sigma^2_{\gamma}/\sigma^2_{\varphi}$		
Число щетинок на 4 и 5-м сег- ментах . . .	0,52	0,09	0,61	0,39	1,00
Длина груди . .	0,43	0,06	0,49	0,51	1,00
Величина яични- ков	0,30	0,40	0,70	0,30	1,00
Число яиц, отло- женных за 4 дня	0,18	0,44	0,62	0,38	1,00

* $\sigma^2_A/\sigma^2_{\phi}$ — показатель наследуемости.

** $\sigma^2_{\gamma}/\sigma^2_{\phi}$ — показатель генетической обусловленности признака.

добавлениями, взятыми из того же источника, показаны в табл. 26.

Састри [167] дает пример определения наследуемости настрига шерсти у гиссарских овец на основе разложения фенотипической вариансы второй степени:

Компоненты	Доли влияния
Доля аддитивной части генетического варианса. Показатель наследуемости	0,36
Доля вариансы отклонений, вызванных доминированием . . .	0,34
Доля паратипической вариансы	0,30
Фенотипическая варианса	1,00

Более сложное разложение фенотипической вариации описывают Фалькoner [41] для веса при рождении человека:

Компоненты фенотипического разнообразия	Доли влияния
Генотипическое разнообразие	
аддитивное	0,15*
неаддитивное	0,01
половое	0,02
	0,18**
Паратипическое разнообразие	
конституции матерей	0,20
развития матерей	0,18
возраста и детности матерей	0,14
неучитываемых влияний	0,30
	0,82
Фенотипическая вариация	1,00

* Показатель наследуемости.

** Показатель генетической обусловленности.

и Ганем, Захер, Абдуль-Фадль, Солиман [51] для продолжительности плодоношения у буйволов:

Компоненты фенотипического разнообразия	Доли влияния
За счет аддитивных свойств	0,31 $h^2=0,31$
» доминирования	0,03
» эпистазиса	0,00
	0,34
За счет развития матерей	0,25
» возраста матерей	0,08
» сезона отела	0,04
» пола теленка	0,02
» неучитываемых влияний	0,27
	0,66
Фенотипическая вариация	1,00

Из всех компонентов, на которые можно разложить фенотипическую и генотипическую вариации, для определения наследуемости требуется два:

1) аддитивная вариация для получения показателя наследуемости в узком смысле

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_P^2;$$

2) вся генетическая вариация (без ее расчленения) для получения показателя наследуемости в широком смысле или, по Фальконеру, показателя генетической обусловленности

$$h^2 = \sigma^2_{\gamma} / \sigma^2_{\phi}.$$

Первый показатель наследуемости, равный отношению аддитивной вариации к фенотипической, определяется при исследовании генетики количественных признаков у лабораторных животных, для которых легко выполнить основные условия, необходимые для нахождения величины аддитивной вариации. Эти условия таковы:

требуется знать число и характер генов, которые в основном регулируют при определенных условиях определенное развитие признака;

необходимо иметь свободно размножающуюся (в отношении изучаемого признака) популяцию, в которой соотношение трех комбинаций двух аллелей одного локуса соответствовало бы формуле Харди

$$p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa),$$

где p и q — доли гамет с аллелями A и a .

Популяции такого состава при свободном размножении сохраняют из поколения в поколение определенное соотношение между числом гомозигот-доминантов, гетерозигот и гомозигот-рецессивов. Такие популяции называются сбалансированными.

Сбалансированные в отношении одного какого-нибудь признака популяции могут быть и не только среди лабораторных животных. Некоторые признаки у сельскохозяйственных животных могут иметь такое распределение трех своих форм проявления (AA , Aa , aa), которое достаточно хорошо соответствует формуле Харди.

Таковыми просто наследующимися признаками, по мнению многих генетиков, могут быть: группы крови, наследственно обусловленные аллелями одного хромосомного локуса; некоторые различия в эритроцитах крови*; качающиеся рога у рыжего франконского скота; большинство признаков, вызываемых наличием полуметальных и летальных генов в гетерозиготном и гомозиготном состояниях (снижение конституционной крепости, пониженная плодовитость, потеря способности

* Увеличенный или уменьшенный диаметр, резкое снижение осмотической стойкости эритроцитов к растворам поваренной соли, т. е. сигнальные признаки наследственной микросфероцитарной гемолитической желтухи.

давать высокую продуктивность, нарушение обмена, проявляющееся в изменении окраски зубов, костей и мочи, появлении анемии и сильной задержке развития, карликовость, связанная с затрудненным дыханием, различные уродства).

По исследованиям советского ученого Б. Н. Васина, длина ушей каракульских овец в Заревшанской племенной овчарне проявлялась в трех легко различимых градациях: нормальная, укороченная и нулевая. В 1925 г. обследовано 844 овцы, из них с нормальными ушами было 729 голов, с укороченными 111 и без ушей 4. Если предположить, что степень укорочения нормальных ушей в данном случае определялась одним геном, то выявленные три градации развития этого признака — отсутствие ушей, недоразвитые уши и нормальные уши — будут соответствовать трем комбинациям двух добавочных аллелей одного локуса: AA , Aa , aa . Вероятность появления таких комбинаций оценивается их долей в изученной группе овец:

$$p^2(AA) = \frac{4}{844} = 0,0048; 2pq(Aa) = \frac{111}{844} = 0,1315;$$

$$q^2(aa) = \frac{729}{844} = 0,8637.$$

Соответствие выявленных отношений формуле Харди может быть проверено следующим образом:

$$p^2 = 0,0048, p = \sqrt{0,0048} = 0,07;$$

$$q^2 = 0,8637, q = \sqrt{0,8637} = 0,92;$$

$$p + q = 0,07 + 0,93 = 1,0000;$$

$$2pq = 2 \cdot 0,07 \cdot 0,93 = 0,1302.$$

При эмпирически найденных $p=0,007$ и $q=0,9$ теоретическое значение величины $2pq$ должно быть 0,1302, а в действительности получено 0,1315. Соответствие формуле Харди очень хорошее. Описанное исследование показало следующее:

1) укорочение ушей у каракульских овец может быть объяснено действием одного гена-модификатора, т. е. трех комбинаций двух аллелей одного локуса, хромосомы;

2) этот ген в гетерозиготном состоянии дает развитие признака без полного доминирования. (Все три генотипа легко различимы по фенотипу);

3) изученное стадо овец в отношении длины уха представляет сбалансированную популяцию, по своему составу вполне соответствующую формуле Харди.

В данном случае оказались выполненными все условия, необходимые для разложения генетической вариации.

Генетическая вариация длины ушей каракульских овец может быть расчленена на две составные части — аддитивную и доминантную. Взаимодействие генов (разных локусов хромосом) вообще и эпистазис в частности тут не могут проявиться, так как укорочение ушей регулируется только одним геном. Следовательно, общая формула разложения фенотипической вариации такова:

$$\sigma_{\phi}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{\pi}^2.$$

Техника разложения вариации второй степени для подсобных случаев показана на примере, представляющем иллюстративную схематизацию приведенных выше результатов исследований Б. Н. Васина.

Изучена популяция в отношении признака с тремя ясно различимыми градациями: признак не выражен, признак недоразвит, признак имеет полное развитие. Из 1000 измеренных особей 10 имели первое (нулевое) развитие признака, 180 — второе (неполное) и 810 — третье (полное). В соответствии с этим доли особей по градациям были: 0,01, 0,18 и 0,81; средняя величина признака по градациям: 0, 13, 16 при небольшом разнообразии внутри второй и третьей градаций, не мешавшем ясному разделению особей по градациям.

Проверка возможности считать изученную популяцию сбалансированной по одному гену дала следующие результаты.

Теоретическое значение величины $2pq$ равно

$$(2pq)' = 2\sqrt{p^2 \cdot q^2} = 2\sqrt{0,01 \cdot 0,81} = 0,18,$$

фактическое значение $2pq = 0,18$ в точности равно теоретическому, следовательно, гипотеза о сбалансированной популяции по одному гену подтвердилась.

Нахождение аддитивной и доминантной вариации, а также обоих показателей наследуемости показано в табл. 27.

Составлен однофакторный комплекс, в котором за фактор оказалось возможным принять непосредственно генотип особей с тремя градациями:

КК — отсутствие уха;

КН — ухо промежуточной длины, но ближе к длине нормального уха;

НН — нормальное ухо.

V

18
17
16
15
14
13
12
11
10
0

n

ΣfV

M_i

$C = \Sigma fD^2$

n/N

$$p = \sqrt{0,01} = 0$$

$$q = \sqrt{0,81} = 0$$

$$a = \frac{M_3 - M_1}{2}$$

$$= \frac{16 - 0}{2} = 8$$

$$d = M_2 - \frac{M_3 + M_1}{2}$$

$$= 13 - \frac{16 + 0}{2} =$$

Таблица 27

Определение аддитивной, доминантной и генотипической вариаций и двух показателей наследуемости при неполном доминировании

V	Градации по генотипам							
	(KK)		(KH)			(HH)		
	f	D ₁	f	D ₂	D ₂ ²	f	D ₃	D ₃ ²
18						10	+2	4
17						244	+1	1
16						312	0	0
15			5	+2	4	224	-1	1
14			51	+1	1	20	-2	4
13			74	0	0			
12			39	-1	1			
11			11	-2	4			
10								
0	10	0						
n	10		180			810		N = 1000
Σ fV	0		2340			12 960		Σ V = 15 300
M _i	0		13,0			16,0		M ₀ = 15,3
C = Σ fD ²	0		154			588		C _π = Σ C = 742
n/N	0,01 = p ²		0,18 = 2pq			0,81 = q ²		Σ n/N = 1,00

$$p = \sqrt{0,01} = 0,10$$

$$q = \sqrt{0,81} = 0,90$$

$$a = \frac{M_3 - M_1}{2} =$$

$$= \frac{16 - 0}{2} = 8$$

$$d = M_2 - \frac{M_3 + M_1}{2} =$$

$$= 13 - \frac{16 + 0}{2} = + 5,0$$

$$\sigma_A^2 = 2pq \{a - |p - q| \cdot d\}^2 = 2 \cdot 0,1 \cdot 0,9 \{8 - |0,1 - 0,9| \cdot 5\}^2 = 2,880$$

$$\sigma_D^2 = (2pqd)^2 = (2 \cdot 0,1 \cdot 0,9 \cdot 5)^2 = 0,810$$

$$\sigma_\gamma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 = 2,880 + 0,810 = 3,690$$

$$\sigma_\pi^2 = C_\pi / N = 742 / 1000 = 0,742$$

$$\sigma_\phi^2 = \sigma_\gamma^2 + \sigma_\pi^2 = 3,690 + 0,742 = 4,432$$

$$h_A^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\phi^2 = 2,880 / 4,432 = 0,65$$

$$\left. \begin{aligned} h_\gamma^2 &= \sigma_\gamma^2 / \sigma_\phi^2 = 3,690 / 4,432 = 0,83 \\ \sigma_\pi^2 / \sigma_\phi^2 &= 0,742 / 4,432 = 0,17 \end{aligned} \right\} 1,00$$

В данном случае генотипическое разнообразие проявляется и измеряется в фенотипе полностью, так как имеет ясное фенотипическое выражение.

Получены следующие сводные показатели:

n — численность градаций (10, 180, 810);

$N = \sum n$ — объем комплекса, равный $10 + 180 + 810 = 1000$;

$\sum fV$ — сумма произведений частот на значения признака по градациям:

$$(\sum fV)_1 = 0,$$

$$(\sum fV)_2 = 5 \cdot 15 + 51 \cdot 14 + 74 \cdot 13 + 39 \cdot 12 + 11 \cdot 11 = 2340,$$

$$(\sum fV)_3 = 10 \cdot 18 + 244 \cdot 17 + 312 \cdot 16 + 224 \cdot 15 + 20 \cdot 14 = 12960;$$

$\sum V = \sum \sum fV$ — общая сумма дат, равная $0 + 2340 + 12960 = 15300$,

M_i — частные средние по градациям:

$$M_1 = \frac{0}{10} = 0, \quad M_2 = \frac{2340}{180} = 13,0, \quad M_3 = \frac{12960}{810} = 16,0;$$

$C = \sum fD^2$ — суммы квадратов по градациям:

$$C_1 = 0,$$

$$C_2 = 5 \cdot 4 + 51 \cdot 1 + 39 \cdot 1 + 11 \cdot 4 = 154,$$

$$C_3 = 10 \cdot 4 + 244 \cdot 1 + 224 \cdot 1 + 20 \cdot 4 = 588;$$

$C_\pi = \sum C_i = 0 + 154 + 588 = 742$ — сумма квадратов паратипического (случайного, неорганизованного) разнообразия;

n/N — доли численности градаций:

$$p^2 = \frac{10}{1000} = 0,01, \quad 2pq = \frac{180}{1000} = 0,18, \quad q^2 = 0,81;$$

$p = \sqrt{0,01} = 0,1$ — доля аллели A в популяции;

$q = \sqrt{0,81} = 0,9$ — доля аллели a в популяции;

$a = \frac{M_3 - M_1}{2} = \frac{16 - 0}{2} = 8$ — половина разницы между фенотипами гомозиготов;

$d = M_2 - \frac{M_3 + M_1}{2} = 13 - \frac{16 + 0}{2} = +5,0$ — показатель доминирования, отличие фенотипа гетерозиготных особей от полусуммы фенотипов обоих гомозиготов. При отсутствии доминирования $d=0$, при полном доминировании $d=a$, при неполном доминировании $d < a$, при сверхдоминировании $d > a$.

На основе этих величин искомые варианты определяются следующим образом:

аддитивная

$$\sigma_A^2 =$$

доминантная

$$\sigma_D^2$$

вся генотипи

паратипическ

фенотипическ

показатель н

показатель на
генетической

Следует о
ты генетическ
принятым фо
[41], Кемпсор
риансы к об
точности рав
общего разно
плекс обычн
онных компл
него квадрат
Это легко
сумма квадр

аддитивная варианса

$$\sigma_A^2 = 2pq \{a - |p - q|d\}^2 = 2 \cdot 0,1 \cdot 0,9 \{8 - |0,1 - 0,9|5\}^2 = 2,880;$$

доминантная варианса

$$\sigma_D^2 = (2pqd)^2 = (2 \cdot 0,1 \cdot 0,9 \cdot 5)^2 = 0,810;$$

вся генотипическая варианса

$$\sigma_\gamma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 = 2,880 + 0,810 = 3,690;$$

паратипическая варианса

$$\sigma_\pi^2 = C_\pi / N = \frac{742}{1000} = 0,742;$$

фенотипическая варианса

$$\sigma_\phi^2 = \sigma_\gamma^2 + \sigma_\pi^2 = 3,690 + 0,742 = 4,432;$$

показатель наследуемости в узком смысле

$$h_A^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\phi^2 = \frac{2,880}{4,432} = 0,65;$$

показатель наследуемости в широком смысле, или показатель генетической обусловленности,

$$h_\gamma^2 = \sigma_\gamma^2 / \sigma_\phi^2 = \frac{3,690}{4,432} = 0,83.$$

Следует отметить очень важное обстоятельство. Компоненты генетической вариансы (σ_A^2 , σ_D^2 , σ_γ^2), получаемые по общепринятым формулам, предлагаемым, например, Фальконером [41], Кемпсорном [86], дают такое отношение генетической вариансы к общей фенотипической ($\sigma_\gamma^2 / \sigma_\phi^2 = 0,83$), которое в точности равно отношению сумм квадратов факториального и общего разнообразия, если решить тот же генетический комплекс обычными приемами анализа однофакторных дисперсионных комплексов, но без разложения факториального среднего квадрата.

Это легко проверить. В комплексе, показанном в табл. 27, сумма квадратов случайного разнообразия уже найдена —

$C_z = 742$. Сумма квадратов факториального разнообразия для этого комплекса равна дисперсии частных средних:

$$C_x = \sum n (M_i - M_o)^2 = 10 (0 - 15,3)^2 + 180 (13,0 - 15,3)^2 + 810 (16,0 - 15,3)^2 = 3690.$$

Общая сумма квадратов будет равна:

$$C_y = C_x + C_z = 3690 + 742 = 4432,$$

и отношение факториальной суммы квадратов к общей составит:

$$\eta^2 = \frac{3690}{4432} = 0,83,$$

что в точности равно отношению генетической вариации к фенотипической в том же комплексе

$$h^2 = \frac{3,690}{4,442} = 0,83.$$

Из этого примера также ясно, что формулы для расчета аддитивной и доминантной частей генетической вариации справедливы при предположении, что генетическая вариация равна сумме квадратов факториального разнообразия, деленной на объем комплекса:

$$\sigma^2_{\gamma} = 3,69; \quad \frac{C_x}{N} = \frac{3690}{1000} = 3,69,$$

причем имеется в виду вся сумма квадратов, без выделения из нее каких-либо частей.

Точно так же паратипическая вариация равна сумме квадратов случайного разнообразия, деленной на весь объем комплекса:

$$\sigma^2_{\pi} = 0,742; \quad \frac{C_z}{10,0} = \frac{742}{1000} = 0,742.$$

При полном доминировании ($d=a$) и отсутствии доминирования ($d=0$) аддитивную и доминантную вариации можно определить на основе двух формул, используемых при неполном доминировании:

$$\sigma^2_A = 2pq [a - |p - q| d]^2; \quad \sigma^2_D = (2pqd)^2,$$

подставив в них $d=a$ или $d=0$. Схема получения этих вариаций см. на рис. 8, технику определения при полном доми-

нировании — в табл. 28, в которой за основу взят пример из табл. 27, только при полном доминировании нормального уха:

КК — отсутствие уха,

КН — нормальное ухо,

НН — нормальное ухо.

Теперь все 1000 особей распределяются по фенотипу на две градации: гомозиготы-рецессивы и гомозиготы-доминан-

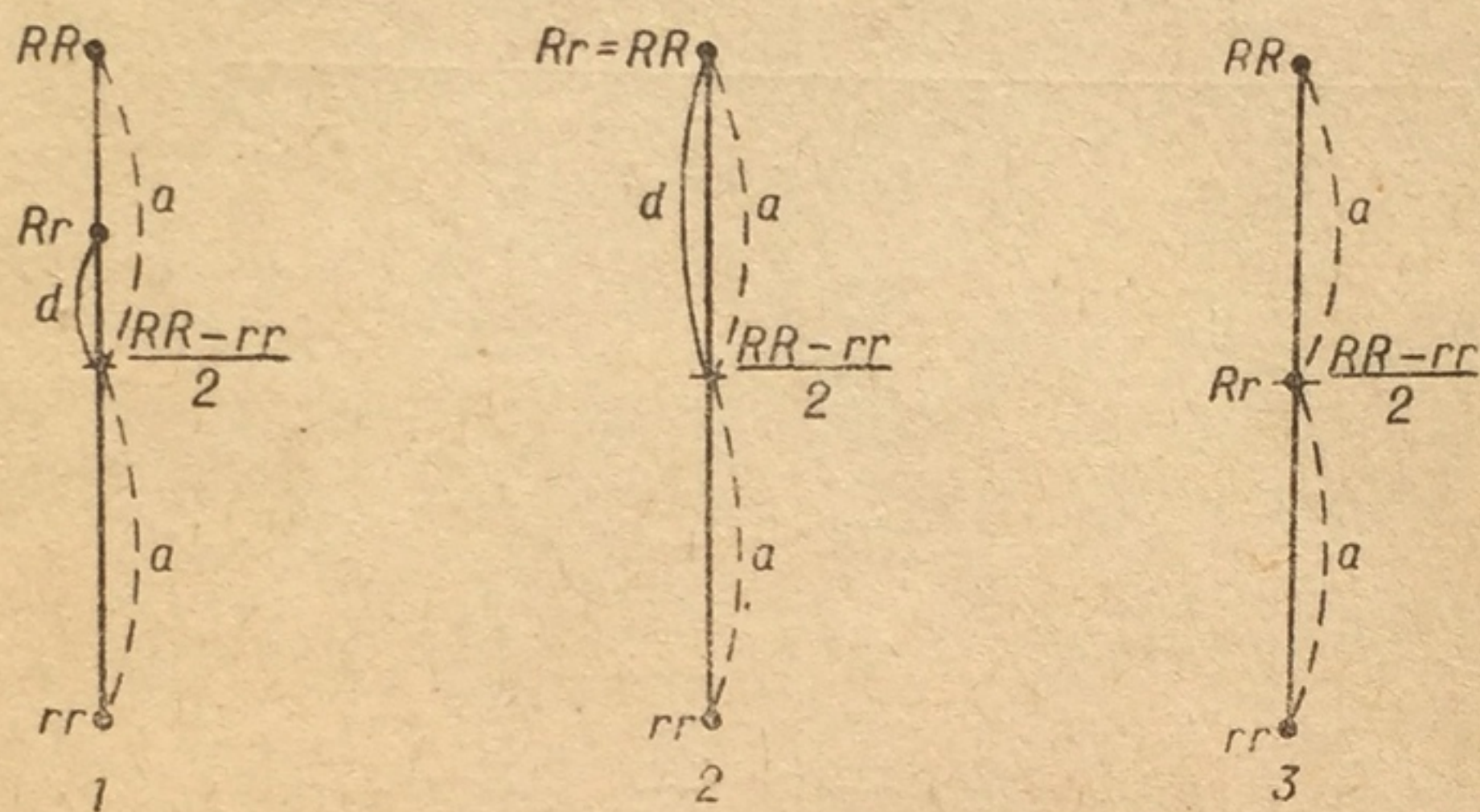


Рис. 8. Схема определения аддитивной (σ_A^2) и доминантной (σ_D^2) вариаций при неполном (1), полном (2) и отсутствии доминирования (3). RR, rr и Rr — средние фенотипы противоположных гомозигот и гетерозигот; p и q — доли гамет с аллелями R и r.

$$1 - d = Rr - \frac{RR + rr}{2}, \quad \sigma_A^2 = 2pq \{a - d |p - q|\}^2, \\ \sigma_D^2 = (2pqd)^2; \quad 2 - d = a, \quad \sigma_A^2 = 8pq^3a^2, \quad \sigma_D^2 = (2pqa)^2; \\ 3 - d = 0, \quad \sigma_A^2 = 2pqa^2, \quad \sigma_D^2 = 0.$$

ты вместе с гетерозиготами; общая численность и распределение частот полностью соответствуют тому, что имелось в примере из табл. 27.

Следует отметить, что при полном доминировании, также как и при неполном, генетическая вариация в точности равна факториальной сумме квадратов (без ее разложения), деленной на общий объем комплекса. Это также легко проверить. Факториальная сумма квадратов для примера из табл. 28

$$C_x = 10(0 - 15,84)^2 + 990(16 - 15,84)^2 = 2534,4.$$

Эта величина, разделенная на полный объем комплекса, в точности равна генетической вариации:

$$C_x/N = \frac{2534,4}{1000} = 2,5344 = \sigma_T^2.$$

Таблица 28

Определение аддитивной, доминантной и генотипической вариации
и двух показателей наследуемости при полном доминировании

V	(KK)		(KH + HH)		
	f	D ₁	f	D ₂ + 3	D ₂ ² + 3
18			15	+2	4
17			295	+1	1
16			386	0	0
15			263	-1	1
14			31	-2	4
0	10	0	—	—	—
n	10		990		N = 1000
Σ V	0		15840		Σ V = 15840
M _i	0		16,0		M ₀ = 15,84
C = Σ f D ²	0		742		C _π = Σ C = 742
n/N	0,01 = q ²		0,99 = p ²		Σ n/N = 1,00
$q = \sqrt{0,01} = 0,1$		$\sigma_A^2 = 8 p q^3 a^2 = 8 \cdot 0,9 \cdot 0,001 \cdot 64 = 0,4608$			
$p = 1 - q = 0,9$		$\sigma_D^2 = (2 p q a)^2 = (2 \cdot 0,9 \cdot 0,1 \cdot 8)^2 = 2,0736$			
$a = \frac{16 - 0}{2} = 8$		$\sigma_\gamma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 = 0,4608 + 2,0736 = 2,5344$			
$d = a = 8$		$\sigma_\pi^2 = C_x/N = 742/1000 = 0,742$			
		$\sigma_\varphi^2 = \sigma_\gamma^2 + \sigma_\pi^2 = 2,5344 + 0,742 = 3,2764$			

$$h_A^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\varphi^2 = 0,4608 / 3,2764 = 0,14$$

$$\left. \begin{aligned} h_\gamma^2 &= \sigma_\gamma^2 / \sigma_\varphi^2 = 2,5344 / 3,2764 = 0,77 \\ \sigma_\pi^2 / \sigma_\varphi^2 &= 0,742 / 3,2764 = 0,23 \end{aligned} \right\} 1,00$$

Техника
при отсутст
мера полож
в табл. 27, т
зиготном со
мозиготов:
KK — отс
KH — по
HH — но
Теперь в
дании, числ
ности града
Как и в
са в точнос
квадратов,

$$\sigma_\gamma^2 = 11,52 =$$

Три при
трех попул
наковым по
ской структ
формируется
исходит не
ром полное
аддитивной
аддитивнос
влечет за с
KK длина у
= 16 см.
Взаимос
казателей
ниже, а та

$$h_A^2 =$$

$$h_\gamma^2$$

Техника определения компонентов генетической вариации при отсутствии доминирования см. в табл. 29. В основу примера положена популяция, сбалансированная так же, как и в табл. 27, только признак проявляется по-другому: в гетерозиготном состоянии он равен полусумме генотипов обоих гомозиготов:

КК — отсутствие уха (0 см),
 КН — половинный размер уха (8 см),
 НН — нормальное ухо (16 см).

Теперь все 1000 особей распределяются опять на три градации, численность которых в точности соответствует численности градаций в табл. 27.

Как и в двух предыдущих примерах, генетическая вариация в точности равна нерасчлененной факториальной сумме квадратов, деленной на полный объем комплекса:

$$\sigma_T^2 = 11,52 = \frac{C_x}{N} = \frac{10(0 - 14,4)^2 + 180(8 - 14,4)^2 + 810(16 - 14,4)^2}{1000} = \frac{11\,520}{1000} = 11,52.$$

Три примера, приведенные в табл. 27—29, относятся к трем популяциям, сбалансированным по одному гену и одинаковым по общей численности (1000 особей) и генотипической структуре ($p=0,9$, $q=0,1$). Различие лишь в том, как формируется фенотип гетерозиготов: в первом примере происходит неполное доминирование нормального уха, во втором полное доминирование и в третьем наследование идет по аддитивной схеме без доминирования. В последнем случае аддитивность проявляется в том, что прибавление аллелей влечет за собой простое сложение приращения признака: при КК длина уха 0 см, при КН $0+8=8$ см, при НН $0+8+8=16$ см.

Взаимоотношения компонентов вариации и величины показателей наследуемости для этих трех примеров показаны ниже, а также на рис. 9:

	Полное доминирование (%)	Неполное доминирование (%)	Отсутствие доминирования (%)
$h_A^2 = \sigma_A^2 : \sigma_\varphi^2$	14	65	94
$\sigma_D^2 : \sigma_\varphi^2$	63	18	0
$h_T^2 = \sigma_T^2 : \sigma_\varphi^2$	77	83	94
$\sigma_\pi^2 : \sigma_\varphi^2$	23	17	6
σ_φ^2	100	100	100

Таблица 29

Определение аддитивной, доминантной и генетической вариации и двух показателей наследуемости при отсутствии доминирования

V	(KK)		(KH)			(HH)		
	f	D ₁	f	D ₂	D ₂ ²	f	D ₃	D ₃ ²
18						10	+2	4
17						244	+1	1
16						312	0	0
15						224	-1	1
14						20	-2	4
13								
12								
11								
10			5	+2	4			
9			51	+1	1			
8			74	0	0			
7			39	-1	1			
6			11	-2	4			
0	10	0						
<hr/>								
n	10		180			810		N = 1000
Σ V	0		1440			12 960		Σ V = 14 400
M _i	0		8			16		M ₀ = 14,4
C = Σ f D ²	0		154			588		C _π = Σ C = 742
n/N	0,01 = q ²		0,18 = 2 2pq			0,81 = p ²		Σ n/N = 1,00

$$p = \sqrt{0,81} =$$

$$q = \sqrt{0,01} =$$

$$a = \frac{16 - 0}{2}$$

$$d = 8 - \frac{16 +}{2}$$

При отсу
са состоит и
этому оба п

В таких
ставленном
телей, можн
ния ее на дв

В каждо
меров илл
очень важн
ство: генет
анса равна
тов фактор
группового
зия, делен
объем ком

Поэтом
ствии доми
при жела
только од
наследуем

$p = \sqrt{0,81} = 0,9$	$\sigma_A^2 = 2pqa^2 = 2 \cdot 0,9 \cdot 0,1 \cdot 64 = 11,520$
$q = \sqrt{0,01} = 0,1$	$\sigma_D^2 = 0$
$a = \frac{16 - 0}{2} = 8$	$\sigma_\gamma^2 = C_A^2 + \sigma_D^2 = 11,520 + 0 = 11,520$
$d = 8 - \frac{16 + 0}{2} = 0$	$\sigma_\pi^2 = C_\pi/N = 742/1000 = 0,742$
	$\sigma_\varphi^2 = \sigma_\gamma^2 + \sigma_\pi^2 = 11,520 + 0,742 = 12,262$

$$h_A^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\varphi^2 = 11,520 / 12,262 = 0,94$$

$$\left. \begin{aligned} h_\gamma^2 &= \sigma_\gamma^2 / \sigma_\varphi^2 = 11,520 / 12,262 = 0,94 \\ \sigma_\pi^2 / \sigma_\varphi^2 &= 0,742 / 12,262 = 0,06 \end{aligned} \right\} 1,00$$

При отсутствии доминирования вся генетическая вариация состоит из одного компонента — аддитивной вариации, поэтому оба показателя наследуемости равны:

$$h_A^2 = h_\gamma^2 = \sigma_\gamma^2 / \sigma_\varphi^2 \quad (\sigma_A^2 = \sigma_\gamma^2).$$

В таких случаях в любом дисперсионном комплексе, составленном для изучения наследственных влияний обоих родителей, можно получить генетическую вариацию без разложения ее на два компонента.

В каждом из трех примеров иллюстрировалось очень важное обстоятельство: генетическая вариация равна сумме квадратов факториального (межгруппового) разнообразия, деленной на общий объем комплекса.

$$\sigma_\gamma^2 = C_x / N.$$

Поэтому при отсутствии доминирования или при желании получить только один показатель наследуемости $h_\gamma^2 = \sigma_\gamma^2 / \sigma_\varphi^2$

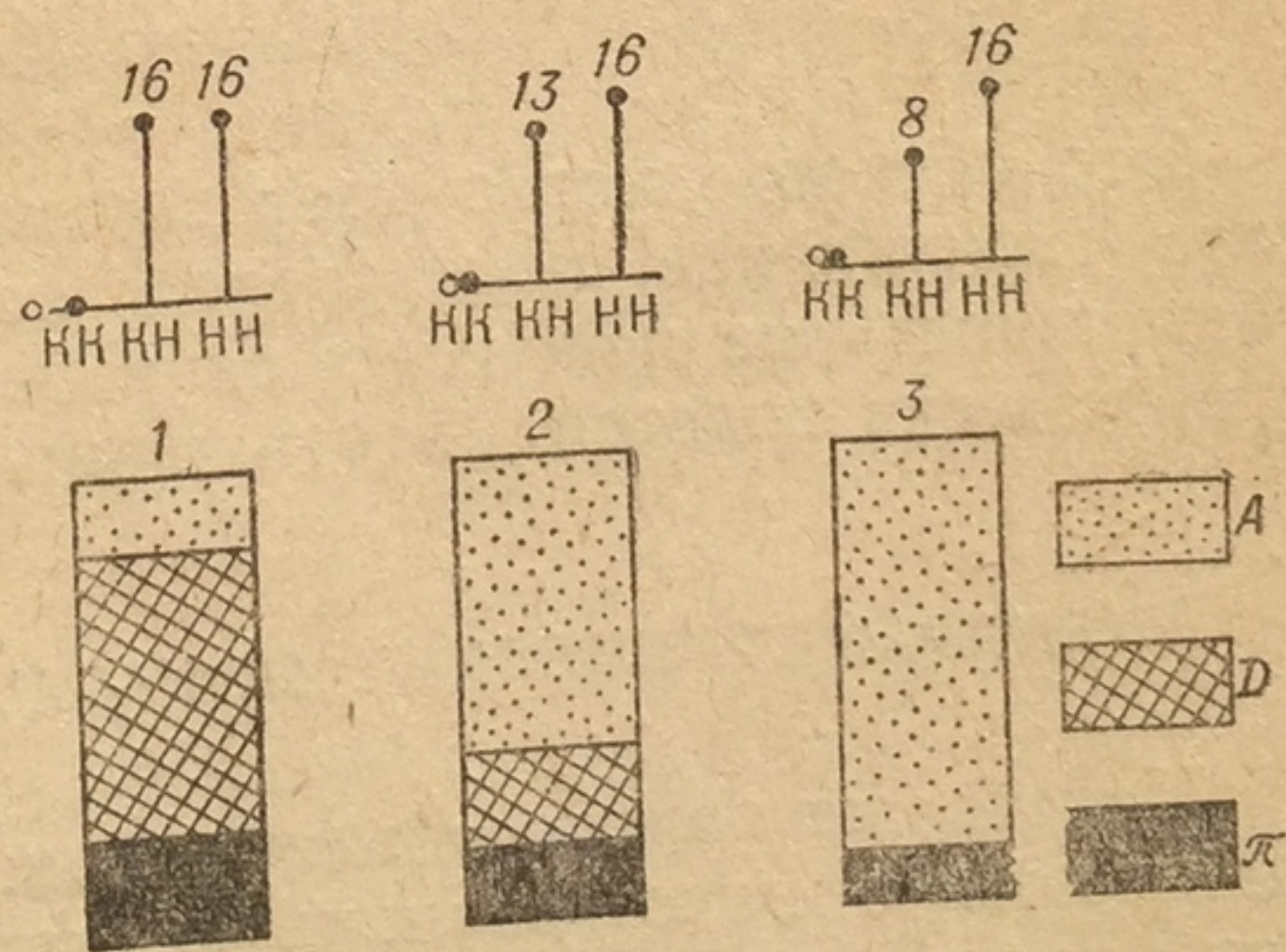


Рис. 9. Компоненты генетической вариации и показатели наследуемости. 1 — при полном; 2 — при неполном, 3 — при отсутствии доминирования. А — аддитивная вариация, D — вариация доминирования, π — паратипическая вариация.

возможно использовать для этой цели также и обычные двух-факторные полные или иерархические дисперсионные комплексы, в которых сумма межгрупповых квадратов по отцам и матерям, деленная на общий объем комплекса, и будет равна генетической вариации.

При этом за паратипическую вариацию необходимо принять сумму квадратов внутригруппового разнообразия, деленную тоже на общий объем комплекса:

$$\sigma_{\pi}^2 = C_z/N.$$

Чтобы фенотипическая вариация была равна сумме генетической и паратипической вариации, требуется, чтобы

$$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 - \sigma_{\pi}^2 = C_y/N.$$

Для получения показателя наследуемости требуется генетическую вариацию разделить на фенотипическую

$$h_{\gamma}^2 = \sigma_{\gamma}^2/\sigma_{\varphi}^2 = \frac{C_x \cdot N}{N \cdot C_y} = C_x/C_y.$$

При этом становится очевидным, что показатель наследуемости, который Фалькoner называет показателем генетической обусловленности, а Лернер показателем наследуемости в широком смысле, равен просто отношению сумм квадратов — межгрупповой к общей

$$h_{\gamma}^2 = C_x/C_y.$$

Это обстоятельство дает возможность значительно упростить нахождение показателей наследуемости. Обычно эта возможность не используется и определение показателей наследуемости ведется по отношению вариации.

НЕПАРАМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ

Некоторые количественные признаки не могут быть измерены, хотя и имеют различную степень проявления, например одноцветная окраска волоса или пера различной интенсивности, оборонительные реакции животных, различные по характеру (активные, пассивные) и силе, общие характеристики пригодности особей для каких-нибудь целей (декоративных, служебных).

Расположив особи с такими количественными признаками в ряд в порядке возрастания или убывания их качества, мы получим ряды, которые называются ранжированными. Порядковое место особи в ранжированном ряду называется рангом этой особи. Если на соседних местах окажутся особи совершенно одинаковые, то им всем присваивается один средний ранг. Например, если на 4 и 5-м местах будут неразличимые между собой особи, то им присваивается один ранг: $4\frac{1}{2}$. Если такие особи окажутся на 4, 5 и 6-м местах, то им присваивается ранг 5.

Для описываемых количественных признаков разработаны особые методы определения сводных показателей среднего качества, разнообразия, корреляции, достоверности различий. Эти методы называются обычно непараметрическими или порядковыми. Первый термин, наиболее распространенный, основан на представлении о некотором свободном распределении выборочных величин, отличающемся от нормального распределения.

Наследуемость количественных, неточно измеряемых, но поддающихся ранжированию признаков измеряется путем анализа корреляции между потомками и родителями, определяемой особыми порядковыми, или непараметрическими, показателями. В основе этих методов лежит основная корреляционная решетка (табл. 30) с равномерным (а не нормальным) распределением обоих корреляционных признаков. За первый признак принимается качество родителей, за второй — качество детей. Классы первого и второго признака — это ранги соответствующих рядов.

В табл. 30 анализирована связь разнообразия восьми отцов с разнообразием их десяти сыновей по рангам одного и того же качества. Отец Б имеет 2 сына, и, так как он занимает 2 и 3-е места, ему присвоено два одинаковых ранга: $2\frac{1}{2}$ и $2\frac{1}{2}$. Таким же образом отцу Г присвоены ранги $5\frac{1}{2}$ и $5\frac{1}{2}$.

Поскольку в некоторых случаях наследуемость определяется по корреляции между родственниками, постольку в качестве непараметрического показателя наследуемости можно взять любой порядковый коэффициент корреляции, например наиболее употребляемый показатель Спирмана r_s , расчет которого показан в нижней части табл. 30.

Шварц и Уирден [169] предложили особый непараметрический показатель наследуемости, аналогичный тому, кото-

Основная корреляционная решетка для определения непараметрических показателей наследуемости

Отцы	А	Б		В	Г		Д	Е	Ж	З	Сыновья		Разность $ d = r_c - r_o$
Ранги отцов Ранги сыновей	1	$2 \frac{1}{2}$	$2 \frac{1}{2}$	4	$5 \frac{1}{2}$	$5 \frac{1}{2}$	7	8	9	10	от худших отцов	от лучших отцов	
10				1							1		6
9										1		1	1
8								1				1	0
7						1					1		$1 \frac{1}{2}$
6		1									1		$3 \frac{1}{2}$
5									1			1	4

4				1	1						1		$1 \frac{1}{2}$
3							1					1	4
2	1										1		1
1			1								1		$1 \frac{1}{2}$
n	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	$n_- = 6$	$n_+ = 4$	$\sum d^2 = 89$

$$h^2 = 2 \frac{2(\bar{r}_+ - \bar{r}_-)}{N} = 2 \frac{2(6,25 - 5,00)}{10} = 0,50$$

$$\sum r_- = 30$$

$$\sum r_+ = 25$$

$$\bar{r}_- = 5,00$$

$$\bar{r}_+ = 6,25$$

$$r_s = \frac{C_1 + C_2 - \sum d^2}{2\sqrt{C_2 C_1}} = \frac{81,5 + 82,5 - 89}{2\sqrt{81,5 \cdot 82,5}} = +0,46$$

$$C_1 = \frac{10^3 - 10}{12} - \frac{2^3 - 2}{12} - \frac{2^3 - 2}{12} = 81,5$$

$$C_2 = \frac{10^3 - 10}{12} = 82,5$$

Таблица 30

Основная корреляционная решетка для определения непараметрических показателей наследуемости

Отцы	А	Б		В	Г		Д	Е	Ж	З	Сыновья		Разность $ d = r_c - r_o$
Ранги отцов Ранги сыновей	1	$2 \frac{1}{2}$	$2 \frac{1}{2}$	4	$5 \frac{1}{2}$	$5 \frac{1}{2}$	7	8	9	10	от худших отцов	от лучших отцов	
10				1							1		6
9										1		1	1
8								1				1	0
7						1					1		$1 \frac{1}{2}$
6		1									1		$3 \frac{1}{2}$
5									1			1	4

4

1

1

1

1

1

 $1 \frac{1}{2}$

4

4				1	1						1		$1\frac{1}{2}$
3							1					1	4
2	1										1		1
1			1								1		$1\frac{1}{2}$
n	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	$n_- = 6$	$n_+ = 4$	$\sum d^2 = 89$

$$h^2 = 2 \frac{2(\bar{r}_+ - \bar{r}_-)}{N} = 2 \frac{2(6,25 - 5,00)}{10} = 0,50$$

$$\sum r_- = 30$$

$$\sum r_+ = 25$$

$$\bar{r}_- = 5,00$$

$$\bar{r}_+ = 6,25$$

$$r_s = \frac{C_1 + C_2 - \sum d^2}{2\sqrt{C_2 C_1}} = \frac{81,5 + 82,5 - 89}{2\sqrt{81,5 \cdot 82,5}} = + 0,46$$

$$C_1 = \frac{10^3 - 10}{12} - \frac{2^3 - 2}{12} - \frac{2^3 - 2}{12} = 81,5$$

$$C_2 = \frac{10^3 - 10}{12} = 82,5$$

рый изложен в работе Беттини [14], способ его определения:

$$h^2 = f \frac{\bar{r}_+ - \bar{r}_-}{\bar{R}_+ - \bar{R}_-},$$

где \bar{r}_+ , \bar{r}_- — средние ранги для детей от лучших и худших родителей;

\bar{R}_+ , \bar{R}_- — средние ранги для лучших и худших родителей;

$f=2$, если с потомками сравнивается один из родителей;

$f=1$, если с потомками сравниваются оба родителя.

Группы лучших и худших родителей — это лучшая и худшая половина из всей группы родителей. Например, если исследуется потомство 20 матерей и все они ранжированы от 1 до 20 без повторений, то первые 10 матерей с худшего конца будут худшими матерями, а другие — 10 лучшими. При нечетном числе родителей медиана присоединяется к худшей части. Например, при 7 отцах группу худших составят ранги 1, 2, 3, 4, а группу лучших — ранги 5, 6 и 7.

Если родитель, занимающий срединное место в ранжированном ряду, имеет несколько потомков и ему присваивается несколько одинаковых рангов (по числу детей), то все эти ранги относятся в группу худших; в этих случаях в группу худших попадает больше рангов, чем в группу лучших. В табл. 30 группа худших отцов имеет ранги 1, $2\frac{1}{2}$, $2\frac{1}{2}$, 4, $5\frac{1}{2}$, $5\frac{1}{2}$, а группа лучших — 7, 8, 9 и 10. В группе четырех худших отцов имеется 6 рангов, а в группе лучших 4 ранга. Поэтому средний ранг для худших отцов

$$\bar{R}_- = \left(1 + 2\frac{1}{2} + 2\frac{1}{2} + 4 + 5\frac{1}{2} + 5\frac{1}{2}\right) : 6 = 21 : 6 = 3,5,$$

а для лучших

$$\bar{R}_+ = \frac{7 + 8 + 9 + 10}{4} = \frac{34}{4} = 8,5.$$

Сыновья распределены по отцам, что и дало корреляционную решетку с равномерным распределением признака. Сын отца А в ранжированном ряду сыновей занимает второе место, два сына отца Б — первое и шестое места и т. д. Всего, как и следовало ожидать, от худших отцов получено 6 сыновей, которые в своем общем ряду заняли 1, 2, 4, 6, 7 и 10-е места, а от лучших отцов — 4 сына с рангами 3, 5, 8 и 9.

Поэтому средний ранг для сыновей от худших отцов

$$\bar{r}_- = \frac{1 + 2 + 4 + 6 + 7 + 10}{6} = \frac{30}{6} = 5,0$$

и от лучших отцов

$$\bar{r}_+ = \frac{3 + 5 + 8 + 9}{4} = \frac{25}{4} = 6,25.$$

На основе полученных чисел показатель наследуемости

$$h^2 = 2 \cdot \frac{6,25 - 5,00}{8,5 - 3,5} = 2 \cdot \frac{1,25}{5,00} = 2 \cdot 0,25 = 0,50.$$

Указанный способ определения непараметрического показателя наследуемости, изложенный в соответствии с основной формулой, данной Шварцем и Уирденом, может быть значительно упрощен, о чем имеются указания и у самих авторов этого метода. Можно не составлять решетки и не вычислять разности средних рангов для лучших и худших родителей, так как она всегда равна половине полного объема комплек-

Таблица 31

Упрощенный способ определения непараметрического показателя наследуемости по Шварцу и Уирдену

Отцы	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З		
Ранги отцов	1	$2\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	4	$5\frac{1}{2}$	$5\frac{1}{2}$	7	8	9	10
Ранги сыновей . . .	2	6	1	10	4	7	3	8	5	9

$$\bar{r}_- = \frac{2+6+1+10+4+7}{6} = \frac{30}{6} = 5,0$$

$$\bar{r}_+ = \frac{3+8+5+9}{4} = \frac{25}{4} = 6,25$$

$$h^2 = 2 \cdot \frac{2(6,25 - 5,00)}{10} = 2 \cdot 0,25 = 0,50$$

са. Тогда формула для определения показателя наследуемости примет вид

$$h^2 = 2 \cdot \frac{2(\bar{r}_+ - \bar{r}_-)}{N}.$$

Рабочий способ определения непараметрического показателя наследуемости, по Шварцу и Уирдену, см. в табл. 31.

РАЗЛИЧН

Возможно
лей наследуе
ской селекци

Некоторые
следуемости,
использовани

Баркер [
вать заключ
среды на фо
ге [187] счи
судить о ст
Яо, Симмон
дуемости у

С таким
Показат

ственной о
образия. К
мости опр
но и степе
условий ж
ли опреде
удачи тех
лучен
изуч

приз
личин
ностьк

наследуемо-
ого показа-
табл. 31.

ПРИМЕНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ В НАУКЕ И ПРАКТИКЕ

Возможности, способы и объекты применения показателей наследуемости в научных исследованиях и в практической селекции изучены еще слабо.

Некоторые авторы, разрабатывая новые показатели наследуемости, указывают и на возможности их практического использования.

Баркер [9] предлагает по показателям наследуемости давать заключение о влиянии генетических факторов и условий среды на формирование признака. Рендель [152], а также Венге [187] считают, что по показателям наследуемости можно судить о степени наследственной обусловленности признака. Яо, Симмонс и Шот [205] утверждают, что показатели наследуемости указывают на наследственную силу признаков.

С такими высказываниями нельзя согласиться.

Показатель наследуемости определяет степень наследственной обусловленности не самого признака, а его разнообразия. Кроме того, величина любого показателя наследуемости определяется не только природой данного признака, но и степенью генетического разнообразия и разнообразием условий жизни особей той группы, для которой эти показатели определяются. Этим и объясняются многочисленные неудачи тех исследователей, которые связывали величину полученных ими показателей наследуемости только с природой изучаемых признаков.

Гораздо более обоснованными и перспективными надо признать рекомендации тех ученых, которые связывают величину показателей наследуемости с возможной эффективностью селекции.

Шталь [176a] утверждал, что показатели наследуемости — это масштаб возможного успеха в селекции. Ряд авторов (Ориоль и Можин [8], Даусон, Яо и Кук [33], Хаверман [616], Хейс [62], Иоганссон [786], Кох [91], Поу, Хендерсон, Асделл, Санкс, Джонс [144]) нашли явную связь высоты показателей наследуемости с эффективностью отбора.

Работами Института цитологии и генетики СО АН СССР также выявлена определенная связь показателей наследуемости с эффективностью отбора. Сотрудница института Н. Ф. Решетникова, изучая наследуемость живого веса телят при рождении, сопоставляла значения показателя наследуемости с эффективностью отбора производителей по этому признаку, измеряемой процентом производителей, достоверно (с вероятностью $P > 0,95$) отличающихся от остальных производителей группы в лучшую или худшую сторону.

В шести изученных хозяйствах: совхоз № 1, Троицкий, Алейский, Обской и Косихинский, опытное хозяйство СибНИИЖа — показатель наследуемости по отцам (четвертый показатель наследуемости) был равен соответственно: 18, 15, 14, 14, 4, 2%, а эффективность отбора для совхозов в том же порядке: 64, 61, 57, 52, 9, 6%.

Сотрудники того же института Г. А. Стакан и А. А. Соскин, изучая наследуемость настрига шерсти и живого веса у овец [3a], сопоставляли значения показателя наследуемости этих признаков с эффективностью отбора в потомстве двух групп баранов колхоза «Страна Советов» Алтайского края. Показатель наследуемости по отцам по настригу шерсти для первой группы баранов был равен 16%, а для второй 2%, эффективность отбора соответственно 44 и 11%; показатель наследуемости по живому весу — 16 и 2%, эффективность отбора соответственно 58 и 0%.

Некоторые авторы не только констатируют явную связь показателей наследуемости с эффективностью селекции, но и дают более определенные указания.

Эль-Итриби и Аскер [37], Фальконер [41], Робертсон [159] рекомендуют планировать всю селекционную работу с учетом найденных показателей наследуемости по селекционируемым признакам. В общей форме можно вполне согласиться с такими рекомендациями.

Иоганссон [786], Шталь [176a] считают целесообразным при высоких показателях наследуемости вести отбор по личным качествам особей (по фенотипу), а при низких показателях наследуемости — оценивать особей по потомству («по генотипу»).

По мнению Хейдхуса [63a], следует вообще отказаться от племенного отбора особей по признакам, имеющим показа-

тель наследуемости меньше 0,5, а Шталь [176a] не рекомендует вести селекцию по признакам с наследуемостью меньше 0,4.

Такие рекомендации нельзя назвать правильными. При низких показателях наследуемости любой отбор будет малоэффективен — как по личным качествам, так и по качеству потомства.

Невозможно для всех признаков и для любых условий установить границу значений показателя наследуемости, ниже которой отбор совсем безрезультатен, а выше которой эффективен. Во всех случаях, когда отбор необходим, некоторая степень эффективности селекции всегда имеет место: при сильной наследуемости эффективность отбора будет больше, чем при слабой. Показатели же наследуемости помогут планировать работу: свои производители при высоких показателях наследуемости в стаде и производители, завезенные из других племенных гнезд, при низких показателях наследуемости в своем стаде.

Некоторые исследователи предложили ввести показатели наследуемости в формулы, определяющие племенную ценность производителей.

Беттини [14] рекомендует определять превышение качества потомства одного или нескольких производителей над средним качеством стада ($F - A$) по селекционному дифференциалу отбора производителей ($S - A$), умноженному на показатель наследуемости селекционируемого признака по отцам (h^2):

$$F - A = (S - A) \cdot h^2.$$

В данном случае показатель наследуемости считается равным просто коэффициенту простой прямолинейной регрессии потомков по отцам.

Подобный способ предлагает также и Хорн [69] в виде следующей формулы:

$$\Delta_F = \frac{\Delta_P \cdot h^2}{n},$$

где Δ_F — возможное улучшение признака в абсолютных единицах в результате селекции за n лет или поколений;

Δ_P — интенсивность селекции (отличие в абсолютных единицах от средней по стаду отобранных отцов или матерей);

h^2 — показатель наследуемости, равный коэффициенту регрессии;

n — число лет селекции, или число последовательных поколений, в которых проводилась селекция особей по данному признаку при интенсивности селекции, равной Δ_p .

Робертсон [163] ввел показатель наследуемости в показатель генетического превосходства группы отобранных производителей

$$\Delta G = i \cdot r \cdot \sigma,$$

где ΔG — превышение над средней по стаду средней для потомков отобранной группы отцов или матерей, выраженное в генотипических сигмах;

i — фенотипическая средняя потомков от отобранных производителей, выраженная нормированным отклонением от средней по стаду;

$$r = \sqrt{\frac{n/4h^2}{1 + (n-1)/4h^2}};$$

n — число потомков, приходящихся на одного производителя;
 h^2 — показатель наследуемости, равный учетверенному коэффициенту корреляции по полусибсам;

σ — генотипическая сигма в популяции.

Иоганссон [78a] включает показатель наследуемости в формулу селекционного индекса производителей

$$b = r^2 \{2(D - A) - h^2(M - A)\},$$

где b — селекционный индекс производителя, равный отклонению вероятного уровня его наследственных задатков от средней по стаду, выраженному в абсолютных единицах;

$$r^2 = \frac{n/4h^2}{1 + (n-1)/4h^2};$$

n — число пар дочь — мать, по которым оценивается производитель;

h^2 — показатель наследуемости, равный учетверенному коэффициенту корреляции по полусибсам;

D, M, A — средние по дочерям, матерям и по стаду.

Борджиоли [19a] при разработке генетического индекса производителей мясных пород также использовал показатель наследуемости

$$b = \frac{2(F - A) - h^2(M - A)}{h^2},$$

где b — селекционный индекс производителя, равный отклонению вероятного уровня его наследственных задатков от средней по стаду в абсолютных единицах;

F , M , A — средние по потомкам, по матерям и по стаду;
 h^2 — показатель наследуемости.

Применение показателей наследуемости в формулах, определяющих племенную ценность производителей, возможно только при условии достаточного постоянства этих показателей для селекционируемого признака и для тех племенных стад, производители которых будут оцениваться по этим формулам.

К сожалению, в большинстве случаев трудно остановиться на каком-нибудь одном, экспериментально полученном, значении показателя наследуемости, настолько они на практике оказываются изменчивыми. Величина их зависит от многих причин и в том числе от результатов проводимой селекции. Чем строже отбор в данном поколении, тем меньше показатели наследуемости в отобранной части особей (тем эти группы более однообразны). Чем ярче различие в результатах подбора родителей, тем больше показатели наследуемости в следующем поколении.

Все эти обстоятельства тормозят широкое использование показателей наследуемости в качестве точных элементов оценки племенной ценности производителей. К этому надо добавить еще и слабую разработку вопроса о том, какие из показателей наследуемости пригодны для той или иной цели.

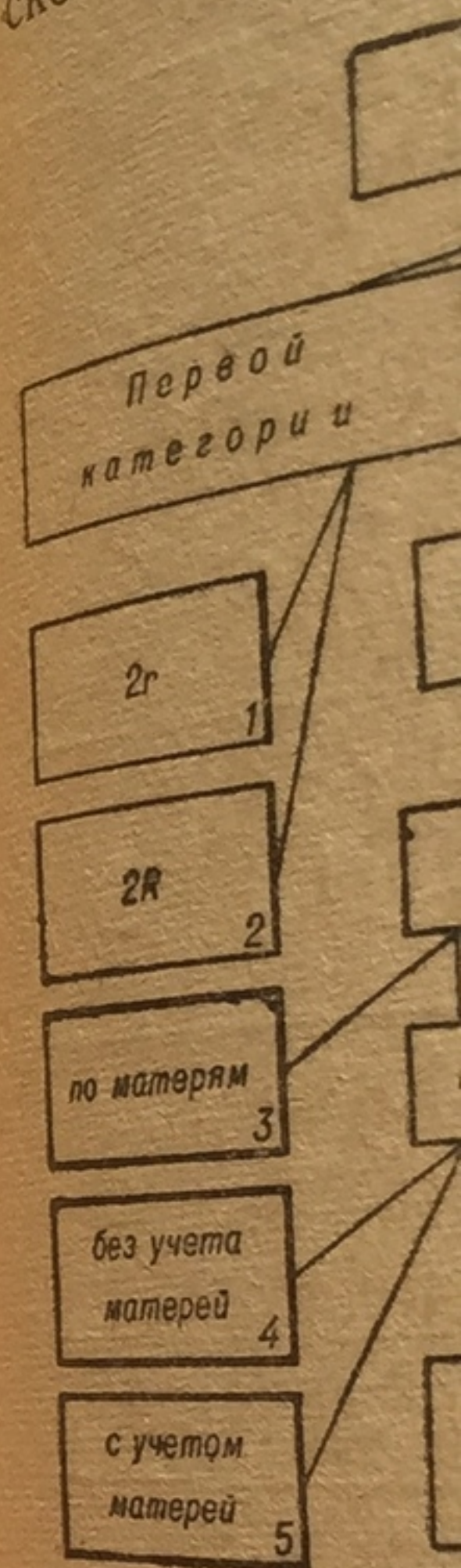
КЛАССИФИКАЦИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ

Из всего многообразия показателей наследуемости, которые предлагались и использовались учеными многих стран мира, не все имеют одинаковое значение для теории и практики. Некоторые из них еще недоработаны как с теоретической стороны, так и в части их практического применения. Попытки использовать такие показатели для характеристики степени наследуемости приводили к получению непонятных, противоречивых и совершенно бесполезных результатов. Некоторые показатели дают хорошие результаты, но только при очень тщательной подготовке первичного материала и исключении побочных влияний. И, наконец, имеются показатели, дающие ясные, понятные и очень полезные для теории и практики характеристики наследуемости различных признаков для различных групп особей в различных условиях жизни изучаемых животных.

В процессе исследований лаборатории генетических основ селекции животных Института цитологии и генетики СО АН СССР постепенно были отобраны показатели наследуемости, дающие вполне ясные, полезные результаты.

Такие показатели можно соединить в систему, отдельные элементы которой связаны между собой единой теоретической базой и унифицированными методами их определения. В эту систему вошли как уже предлагавшиеся показатели, так и новые, разработанные в наших исследованиях — всего 15 показателей наследуемости (рис. 10). Из них для точно измеряемых признаков имеется десять показателей, рекомендуемых нами для решения различных генетических и селекционных задач. Два показателя общей системы имеют условное значение (это показатели первой категории), два пред-

назначаются д
степень выраж
ванный ряд ос
показатель пре
следований, пр
ской вариансы



ПОКАЗА

При опре
гории исход
между разли

В основу
ставление о
циент генети
равен полов
полняются в
первой кате
ков, которые
графии.

Из восьми
первой кате
и селекции

назначаются для признаков, не измеряемых точной мерой, степень выражения которых позволяет составить ранжированный ряд особей (непараметрические показатели), и один показатель предлагается для специальных генетических исследований, при которых возможно разложение генотипической вариации.

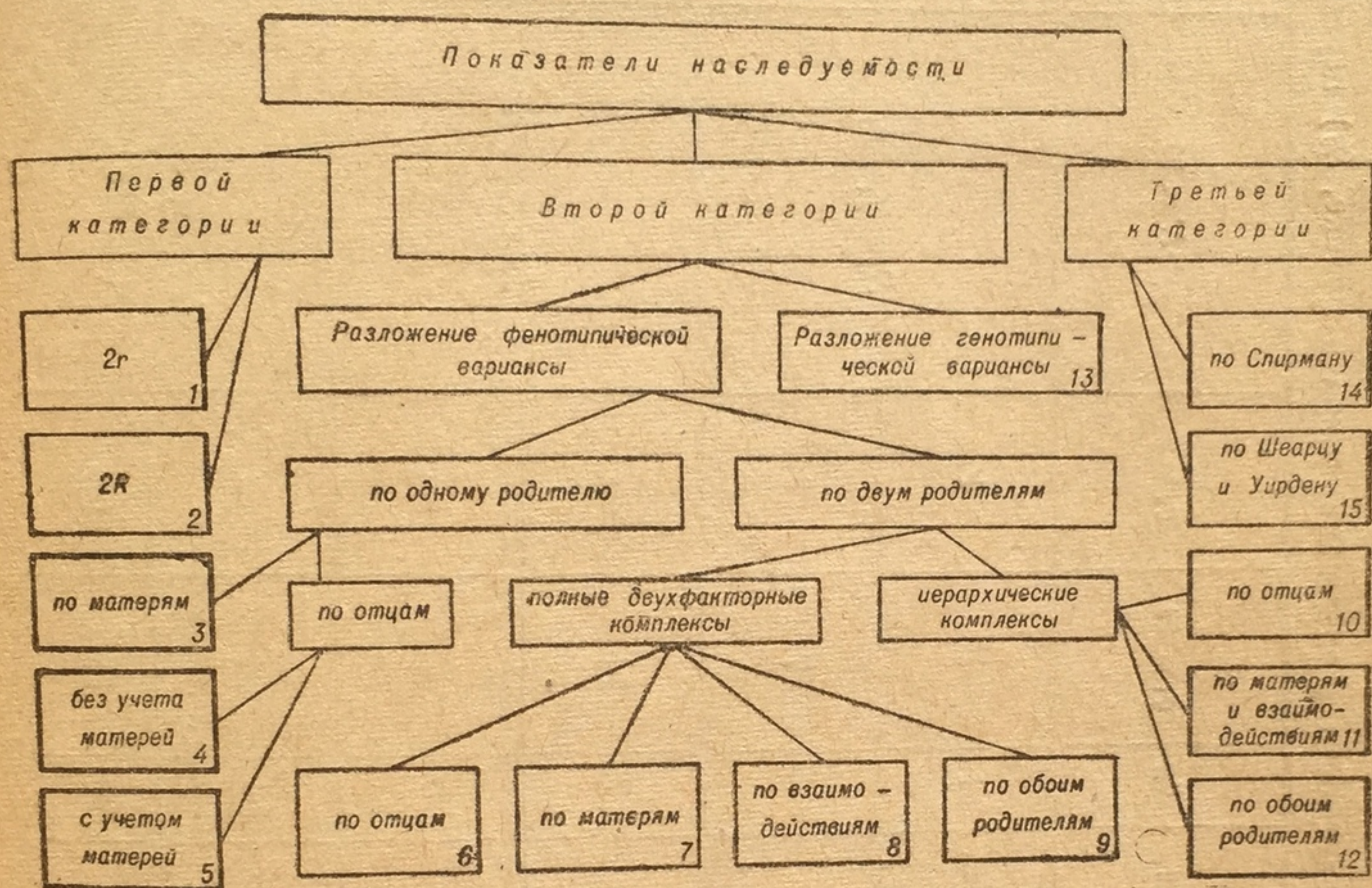


Рис. 10. Система показателей наследуемости.

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ ПЕРВОЙ КАТЕГОРИИ

При определении показателей наследуемости первой категории исходят из коэффициентов корреляции и регрессии между различными родственниками.

В основу показателей первой категории положено представление о прямолинейности этих связей и о том, что коэффициент генетической корреляции между детьми и родителями равен половине. Так как эти принципы далеко не всегда выполняются в конкретных условиях, показатели наследуемости первой категории обладают рядом существенных недостатков, которые были указаны в соответствующем разделе монографии.

Из восьми описанных выше показателей наследуемости первой категории могут иметь условное значение в генетике и селекции два — первый и второй.

Определение первого и второго показателей наследуемости (содержание жира в молоке, %) первой категории

Д \ М	3,9	4,0	4,1	4,2	4,3	n_D	$q_1 = 11$	$q_2 = 2$	n_d	$q_1 = 29$	$q_2 = 9$	$N = 56$	М	Д	д
4,3			1		1	2	2	2	1	1	1				
4,2	1	2	2	1	1	7	9	—	6	7	8	$S_1 = q_1 - r_1$	-14	-49	-35
4,1	3	3	3	2	1	12	—	—	7	14	—				
4,0	2	2	6	4	2	16	35	—	8	—	—	$H = S_1^2/N$	3,5	42,9	21,9
3,9	1	3	6	2	1	13	19	25	18	34	—				
3,8	3	2	1			6	6	6	10	16	23	$S_2 = q_1 + r_1 + 2(q_2 + r_2)$	88	137	159

n_M	10	15	16	9	6	56	$r_1 = 60$	$r_2 = 31$	5	6	7				
									1	1	1				
$r_1 = 35$	10	25	—	15	6		$q_1 = 21$								
$r_2 = 10$	10	—	—	—	6		$q_2 = 6$		$r_1 = 57$	$r_2 = 31$		$C = S_2 - H$	84,5	94,1	137,1

$$r = \frac{C_M + C_d - C_d}{2 \sqrt{C_M C_d}} = \frac{84,5 + 94,1 - 137,1}{2 \sqrt{84,5 \cdot 94,1}} = \frac{+ 41,5}{2 \cdot 89,17} = + 0,233$$

$$R_{d/M} = \frac{C_M + C_d - C_d}{2 C_M} = \frac{84,5 + 94,1 - 137,1}{2 \cdot 84,5} = \frac{+ 41,5}{2 \cdot 84,5} = + 0,246$$

Первый показатель наследуемости

$$h_1^2 = 2r = 2(+ 0,233) = + 0,466$$

Второй показатель наследуемости

$$h_2^2 = 2R = 2(+ 0,246) = + 0,492$$

Таблица 32

Определение первого и второго показателей наследуемости (содержание жира в молоке, %) первой категории

Д \ М	3,9	4,0	4,1	4,2	4,3	n_D	$q_1 = 11$	$q_2 = 2$	n_d	$q_1 = 29$	$q_2 = 9$	$N = 56$	М	Д	d
4,3			1		1	2	2	2	1	1	1				
4,2	1	2	2	1	1	7	9	—	6	7	8	$S_1 = q_1 - r_1$	—14	—49	—35
4,1	3	3	3	2	1	12	—	—	7	14	—				
4,0	2	2	6	4	2	16	35	—	8	—	—	$H = S_1^2/N$	3,5	42,9	21,9
3,9	1	3	6	2	1	13	19	25	18	34	—				
3,8	3	2	1			6	6	6	10	16	23	$S_2 = q_1 + r_1 + 2(q_2 + r_2)$	88	137	159

10	15	16	9	6	56	$r_1 = 60$	$r_2 = 31$	5	6	7
----	----	----	---	---	----	------------	------------	---	---	---

n_M	10	15	16	9	6	56	$r_1 = 60$	$r_2 = 31$	5	6	7				
									1	1	1				
$r_1 = 35$	10	25	—	15	6		$q_1 = 21$								
$r_2 = 10$	10	—	—	—	6		$q_2 = 6$			$r_1 = 57$	$r_2 = 31$	$C = S_2 - H$	84,5	94,1	137,1

$$r = \frac{C_M + C_D - C_d}{2 \sqrt{C_M C_D}} = \frac{84,5 + 94,1 - 137,1}{2 \sqrt{84,5 \cdot 94,1}} = \frac{+ 41,5}{2 \cdot 89,17} = + 0,233$$

$$R_{Д/М} = \frac{C_M + C_D - C_d}{2 C_M} = \frac{84,5 + 94,1 - 137,1}{2 \cdot 84,5} = \frac{+ 41,5}{2 \cdot 84,5} = + 0,246$$

Первый показатель наследуемости

$$h_1^2 = 2r = 2 (+ 0,233) = + 0,466$$

Второй показатель наследуемости

$$h_2^2 = 2R = 2 (+ 0,246) = + 0,492$$

Первый показатель наследуемости

Первый показатель наследуемости равен удвоенному коэффициенту корреляции между детьми и родителями: $h_1^2 = 2r_{д/м}$, $h_1^2 = 2r_{с/о}$ и т. д. Его можно применять в работе с лабораторными животными, в условиях тщательно подобранных первичных данных о признаках сельскохозяйственных животных, а также максимально элиминированных побочных влияний.

Этот показатель обладает недостатками, свойственными показателям первой категории: может принимать бессмысленные значения — отрицательные и превышающие 100%. Способ расчета его при определении наследуемости по матерям см. в табл. 32.

Второй показатель наследуемости

Второй показатель наследуемости равен удвоенному коэффициенту регрессии детей по родителям: $h_2^2 = 2R_{д/м}$, $h_2^2 = 2R_{с/о}$ и т. д., применяется в тех же случаях, что и первый показатель. Имеет присущую только ему особенность, резко отличающую его от всех остальных показателей наследуемости первой и второй категорий: не реагирует на изменения фенотипического разнообразия при неизменном генотипическом разнообразии. При одинаковом генотипическом разнообразии второй показатель имеет одинаковую величину для сильно- и слабоизменчивых признаков, изменяется только при изменении генотипического разнообразия.

Второй показатель имеет те же недостатки, что и все показатели первой категории. Способ его расчета см. в табл. 32.

Остальные показатели наследуемости первой категории в настоящее время имеют только историческое значение и не включены в описываемую систему.

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ ВТОРОЙ КАТЕГОРИИ

Показатели наследуемости второй категории основаны на дисперсионном анализе наследственных влияний, при котором вся сумма влияний, определяющих общее фенотипическое разнообразие признака, разлагается на две основные части: факториальную и случайную, или генотипическую и паратипическую.

Предложены и используются некоторыми учеными методы дальнейшего разложения факториальной части (факториального среднего квадрата), при котором из этой части отделяется оставшаяся там доля случайных влияний, но, как уже говорилось, способы эти еще не доработаны и при практическом

применении очень часто дают противоречивые и бессмысленные результаты. Кроме того, показатели, полученные на основе разложения среднего квадрата, оказались точной математической функцией показателей, получаемых без такого разложения, и притом такой функцией, которая может иметь и отрицательные и превышающие 100% значения, что при изучении наследуемости создает большие неудобства и служит причиной появления бессмысленных с биологической точки зрения показателей наследуемости.

Поэтому показатели второй категории, определяемые на основе разложения среднего квадрата, не включены в описываемую систему. В нее включены такие показатели наследуемости второй категории, которые определяют исходя из основных принципов дисперсионного анализа:

степень влияния измеряется отношением сумм квадратов — факториальной к общей: $\eta^2 = C_x/C_y$,

достоверность влияния измеряется отношением средних квадратов — факториального к случайному: $F = \sigma_x^2/\sigma_z^2$.

В данной системе оба показателя — степени и достоверности влияний — определяются с помощью единой математической модели, при которой градации комплекса считаются выбранными из разных генеральных совокупностей. В этих условиях межгрупповое разнообразие не зависит от внутригруппового, следовательно, межгрупповой средний квадрат не содержит в себе элемента случайного разнообразия и поэтому не нуждается в разложении при определении степени наследуемости. Случайное же разнообразие измеряется по составной генеральной совокупности, включающей все те генеральные совокупности, из которых (в отдельности!) взяты выборки для организации градаций комплекса. Получается средняя мера случайного внутригруппового разнообразия, средняя для всех организованных градаций. Эта средняя мера в форме случайного среднего квадрата σ_z^2 и служит эталоном для оценки величины факториального, межгруппового разнообразия σ_x^2 при определении достоверности влияний.

В систему включены такие показатели второй категории, которые Лернер [99а] назвал показателями наследуемости в широком смысле, а Фальконер [41] — показателями наследственной обусловленности.

Следует добавить, что общепринятые методы разложения генетической вариации (на аддитивную и неаддитивную части) основаны именно на этом главном положении дисперсионного анализа: под генотипической вариацией понимается полное значение факториального среднего квадрата без его разложения.

Таблица 33

Определение третьего показателя наследуемости с применением условных отклонений (комплекс из 56 дочерей и их матерей)

a^2	a	Д \ М	3,9	4,0	4,1	4,2	4,3	$r = 5$
9	+3	4,3	—	—	1		1	$H = \frac{(\sum \sum a)^2}{N} =$ $= \frac{7^2}{56} = 0,88$
4	+2	4,2	1	2*	2	1	1	
1	+1	4,1	3	3	3	2	1	
0	0	4,0	2	2	6	4	2	
1	-1	3,9	1	6	3	2	1	
4	-2	3,8	3	2	1	—	—	
n			10	15	16	9	6	$N = 56$
$\sum a$			-2	-3	+5	+2	+5	$\sum \sum a = +7$
$(\sum a)^2 / n$			0,40	0,60	1,56	0,44	4,17	$\sum \frac{(\sum a)^2}{n} = 7,17$
$\sum a^2$			20	25	27	8	15	$\sum \sum a^2 = 95$

$$C_x = \sum \frac{(\sum a)^2}{n} - H = 7,17 - 0,88 = 6,29$$

$$C_z = \sum \sum a^2 - \sum \frac{(\sum a)^2}{n} = 95 - 7,17 = 87,83$$

$$C_y = \sum \sum a^2 - H = 95 - 0,88 = 94,12$$

$$h_3^2 = C_x / C_y = 6,29 / 94,12 = 0,067$$

$$F_{h_3^2} = \frac{C_x}{C_z} \cdot \frac{N - r}{r - 1} = \frac{6,29}{87,83} \cdot \frac{56 - 5}{5 - 1} = 0,9$$

$$v_1 = r - 1 = 5 - 1 = 4$$

$$v_2 = N - r = 56 - 5 = 51$$

$$F_{st} = \{2,6 - 3,7 - 5,4\}$$

Третий показ
кватртов — фак
торном диспер
ций взяты клас
наследуемости
Его можно и
характеризоват
наследуемости
Можно прим
терей не проявл
теринской насл
можно составит
градация будет
ным признаком
ких сыновей (н
Третий пока
зателям первой
рии, которые
Техника опред
применением у
гося у матерей,
шин этот пока
использования

Четвертый
сумм квадрат
нофакторном
даций взяты
наследуемости
стям примене
техника опред
При опред
вертого показ
он дает тем л
гочисленное
ставления ко
более соверш
стве матерей
Более под
мости описа
мости».

Третий показатель наследуемости

Третий показатель наследуемости равен отношению сумм квадратов — факториальной к общей: $h_3^2 = C_x/C_y$ в однофакторном дисперсионном комплексе, где в качестве градаций взяты классы матерей или сами матери. Это показатель наследуемости по матерям.

Его можно использовать во всех случаях, когда требуется характеризовать наследуемость по матерям при усредненной наследуемости по отцам.

Можно применять и для таких признаков, которые у матерей не проявляются. Например, при выяснении влияния материнской наследственности на качество спермы их сыновей можно составить однофакторный комплекс, в котором каждая градация будет соответствовать одной матери, а результативным признаком будет показатель качества спермы у нескольких сыновей (не менее двух) для каждой матери.

Третий показатель не имеет недостатков, присущих показателям первой категории и тем показателям второй категории, которые основаны на разложении среднего квадрата. Техника определения третьего показателя наследуемости с применением условных отклонений для признака, проявляющегося у матерей, показана в табл. 33. При наличии счетных машин этот показатель можно определять непосредственно, без использования условных отклонений (табл. 34).

Четвертый показатель наследуемости

Четвертый показатель наследуемости равен отношению сумм квадратов — факториальной к общей: $h_4^2 = C_x/C_y$ в однофакторном дисперсионном комплексе, где в качестве градаций взяты классы отцов или сами отцы. Это показатель наследуемости по отцам. По своим свойствам и возможностям применения вполне аналогичен третьему показателю, техника определения та же, что и третьего.

При определении степени наследуемости при помощи четвертого показателя не учитывается влияние матерей, поэтому он дает тем лучшую характеристику наследуемости, чем многочисленнее группа матерей, от которых взяты дети для составления комплекса по отцам, так как при этом происходит более совершенное усреднение отдельных отклонений в качестве матерей.

Более подробно свойства четвертого показателя наследуемости описаны ниже, в разделе «Пятый показатель наследуемости».

Определение третьего показателя наследуемости без использования условных отклонений (комплекс из 5 свиноматок и 56 их сыновей) Таблица 34

V^2	M		А	Б	В	Г	Д	n	n V	n V ²
	V									
25	5				1		1	2	10	50
16	4	1	2	2	1	1	1	7	28	112
9	3	3	3	3	2	1	1	12	36	108
4	2	2	2	6	4	2	16	32	64	
1	1	1	6	3	2	1	13	13	13	
0	0	3	2	1			6	0	0	

n_i	10	15	16	9	6	$N = 56$	$\sum V = 119$	$\sum V^2 = 347$
$\sum f V$	18	27	37	20	17	$M_0 = \frac{\sum V}{N} = \frac{119}{56} = 2,125$ $\sum n_i D_i^2 = 6,294$		
M_i	1,800	1,800	2,3125	2,222	2,833			
D_i	-0,325	-0,325	+0,1835	+0,097	+0,708			
D_i^2	0,105625	0,105625	0,035156	0,009409	0,501264			
$n_i D_i^2$	1,056	1,584	0,562	0,085	3,008			

$$C_x = \sum n_i D_i^2 = 6,294$$

$$C_z = C_y - C_x = 94,125 - 6,294 = 87,831$$

$$C_y = \sum V^2 = \frac{(\sum V)^2}{N} = 347 - \frac{(119)^2}{56} = 94,125$$

$$h_3^2 = C_x / C_y = \frac{6,294}{94,125} = 0,067$$

$$F_{h_3^2} = \frac{C_x}{C_z} \cdot \frac{N-r}{r-1} = \frac{6,294}{87,831} \cdot \frac{56-5}{5-1} = 0,9$$

$$v_1 = r - 1 = 4$$

$$F_{st} = \{2,6 - 3,7 - 5,4\}$$

$$v_2 = N - r = 51$$

Таблица 34

Определение третьего показателя наследуемости без использования условных отклонений (комплекс из 5 свиноматок и 56 их сыновей)

V^2	M V	A	Б	В	Г	Д	n	$n V$	$n V^3$
25	5			1		1	2	10	50
16	4	1	2	2	1	1	7	28	112
9	3	3	3	3	2	1	12	36	108
4	2	2	2	6	4	2	16	32	64
1	1	1	6	3	2	1	13	13	13
0	0	3	2	1			6	0	0

n_i	10	15	16	9	6	$N = 56$	$\sum V = 119$	$\sum V^2 = 347$
$\sum f V$	18	27	37	20	17		$\sum V$	119

n_i	10	15	16	9	6	$N = 56$	$\sum V = 119$	$\sum V^2 = 347$
$\sum f V$	18	27	37	20	17			
M_i	1,800	1,800	2,3125	2,222	2,833	$M_0 = \frac{\sum V}{N} = \frac{119}{56} = 2,125$		
D_i	-0,325	-0,325	+0,1835	+0,097	+0,708			
D_i^2	0,105625	0,105625	0,035156	0,009409	0,501264	$\sum n_i D_i^2 = 6,294$		
$n_i D_i^2$	1,056	1,584	0,562	0,085	3,008			

$$C_x = \sum n_i D_i^2 = 6,294$$

$$C_z = C_y - C_x = 94,125 - 6,294 = 87,831$$

$$C_y = \sum V^2 = \frac{(\sum V)^2}{N} = 347 - \frac{(119)^2}{56} = 94,125$$

$$h_3^2 = C_x / C_y = \frac{6,294}{94,125} = 0,067$$

$$F_{h_3^2} = \frac{C_x}{C_z} \cdot \frac{N - r}{r - 1} = \frac{6,294}{87,831} \cdot \frac{56 - 5}{5 - 1} = \underline{0,9}$$

$$v_1 = r - 1 = 4$$

$$v_2 = N - r = 51$$

$$F_{st} = \{2,6 - 3,7 - 5,4\}$$

Пятый показатель наследуемости

Пятый показатель наследуемости предложен нами для характеристики наследуемости по отцам, но с учетом влияния матерей. Он равен отношению факториальной суммы квадратов к общей $h_5^2 = \frac{C_B}{C_B + C_z}$ в однофакторном дисперсионном комплексе, в котором в качестве градаций взяты группы потомков по отдельным отцам (или по классам отцов), а в качестве результативного признака взяты не измерения признака у дочерей или сыновей, а простые селекционные индексы $B = 2Д - М$ по каждой дочери (или сыну) каждого отца или разности дочь — мать.

Преимущества пятого показателя наследуемости можно показать, сравнив его свойства со свойствами четвертого показателя при анализе следующего упрощенного комплекса.

Требуется определить степень и достоверность наследуемости жирномолочности (процент жира в молоке за 300 дней лактации) в потомстве пяти производителей А, Б, В, Г и Е, причем известны следующие значения этого признака у дочерей (Д) и их матерей (М):

Д	А	М	Д	Б	М	Д	В	М	Д	Г	М	Д	Е	М
4,2		3,9	4,1		3,9	4,2		4,3	4,2		4,4	4,0		4,2
4,2		4,1	4,1		4,0	4,2		4,3	4,0		4,0	3,8		4,1
4,0		3,5	4,0		3,8	4,0		4,0	4,0		4,1	3,6		3,7
4,0		3,7	3,9		3,6	4,0		4,0	4,0		4,2			
			3,9		3,7	3,8		3,7	3,7		3,7			
						3,8		3,7	3,8		4,0			
									3,6		3,6			

Сначала был определен четвертый показатель наследуемости (табл. 35) в надежде на то, что качество матерей усреднено и ни один из пяти отцов не имеет достаточных преимуществ по качеству матерей своих потомков. Взяты значения жирномолочности только для дочерей и из них составлен однофакторный дисперсионный комплекс с пятью градациями по пяти отцам. Показатель наследуемости оказался недостоверным.

Это означает, что при характеристике наследуемости на таком выборочном комплексе и таким показателем нельзя быть уверенным, что в группе соответствующих генеральных совокупностей наследуемость этого признака в потомстве изученных отцов будет иметь достаточную степень.

Причиной недостоверности показателя наследуемости могут быть разные обстоятельства, которые можно свести в следующие пять групп.

Таблица 35

Определение четвертого показателя наследуемости без учета качества матерей по величине признака у дочерей (Д)

Отцы	А	Б	В	Г	Е
Процент	4,2; 4,2;	3,9; 3,9;	3,8; 3,8;	4,2; 4,0;	4,0; 3,8;
жира в мо-	4,0; 4,0	4,0; 4,1;	4,0; 4,0;	4,0; 4,0;	3,6
локе доче-		4,1	4,2; 4,2	3,7; 3,8;	
рей				3,6	
n_i	4	5	6	7	3
M_i	4,1	4,0	4,0	3,9	3,8

$$N = 25; r = 5; M_0 = 3,964$$

$$C_x = \sum n_i (M_i - M_0)^2 = 4 (4,1 - 3,964)^2 + 5 (4,0 - 3,964)^2 + \dots + 3 (3,8 - 3,964)^2 = 0,1979$$

$$C_y = \sum (V - M_0)^2 = (4,2 - 3,964)^2 + \dots + (3,6 - 3,964)^2 = 0,7776$$

$$h_4^2 = C_x / C_y = 0,1979 / 0,7776 = 0,225$$

$$F_{h_4^2} = \frac{C_x}{C_y - C_x} \cdot \frac{N - r}{r - 1} = \frac{0,1979}{0,7776 - 0,1979} \cdot \frac{25 - 5}{5 - 1} = 1,7$$

$$\nu_1 = r - 1 = 4$$

$$\nu_2 = N - r = 20$$

$$P_{st} = \{2,9 - 4,4 - 7,1\}$$

1. Сильное генетическое сходство производителей, при котором разнообразие средних по дочерям не выходит за пределы случайных различий.

2. Такой неравномерный подбор матерей к отцам, при котором происходит выравнивание качества дочерей, снижает разнообразие их средних, что в результате дает недостоверность показателя наследуемости в комплексах с достаточно генетически различными отцами.

3. Недостаточное количество потомства у производителей, при котором требуется повышенное разнообразие, чтобы быть достоверным.

4. Обратная невыравненность условий жизни, при которой дочери лучших отцов попадают в худшие, а дочери худших отцов — в лучшие условия. Это обстоятельство резко снижает различия между качеством дочерей от худших и от лучших отцов, уменьшает разнообразие частных средних в комплексе, и только по этой причине показатель наследуемости оказывается недостоверным.

5. Неблагоприятные условия жизни, при которых высокопродуктивные дочери не могут выявить своих способностей и поэтому не отличаются в должной степени от дочерей, происходящих от генетически худших отцов.

Практически наиболее важно выяснить наличие первой причины: недостаточного генетического разнообразия отцов или матерей. Если действительно среди группы производителей хозяйства или группы хозяйств нет достаточных генотипических различий, эффективный племенной отбор невозможен, а следовательно, невозможно и дальнейшее генетическое улучшение стада путем использования отобранных своих производителей. В таких случаях требуется привлечение производителей из других хозяйств.

Для выяснения степени генетического разнообразия группы производителей требуется ликвидировать или свести к минимуму действие всех остальных причин, снижающих степень и достоверность наследуемости по отцам.

Неблагоприятность и невыравненность условий, очевидно, могут быть ликвидированы соответствующими организационными мероприятиями. Если для анализа наследуемости используются хозяйственные племенные записи, то следует исключить из анализа данные за те периоды, в которых кормление и содержание животных было на низком уровне.

При недостаточном количестве потомства (о котором имеются нужные сведения) возрастает возможность случайного неблагоприятного подбора матерей к отцам: к лучшим отцам несколько худших матерей и, наоборот, к худшим отцам несколько большая часть лучших матерей. Эта возможность вполне реальна и для комплексов с не очень малым количеством потомков. Только в больших группах (несколько десятков дочерей на одного отца) можно надеяться, что произойдет выравнивание среднего качества матерей, прикрепленных к разным отцам. В обычных же условиях почти всегда требуется свести к минимуму неблагоприятные последствия неравномерного подбора матерей к производителям. Это достигается путем организации дисперсионных комплексов с таким резуль-

Таблица 36

Определение пятого показателя наследуемости с учетом влияния матерей по разностям дочь — мать

Отцы	А	Б	В	Г	Е
Разности дочь—мать	+0,3; +0,1; +0,5; +0,3	+0,2; +0,1; +0,2; +0,3; +0,2	-0,1; -0,1; 0,0; 0,0; +0,1; +0,1	-0,2; 0,0; -0,1; -0,2; 0,0; -0,2; 0,0;	-0,2; -0,3 -0,1
n_i	4	5	6	7	3
M_i	+0,3	+0,2	0,0	-0,1	-0,2

$$N = 25; r = 5; M_0 = 0,036$$

$$C_x = \sum n_i (M_i - M_0)^2 = 4 (+0,3 - 0,036)^2 + \dots + 3 (-0,2 - 0,036)^2 = 0,7176$$

$$C_y = \sum (V - M_0)^2 = (+0,3 - 0,036)^2 + \dots + (-0,1 - 0,036)^2 = 0,9376$$

$$h_5^2 = C_x / C_y = 0,7176 / 0,9376 = \underline{\underline{0,765}}$$

$$F_{h_5^2} = \frac{C_x}{C_y - C_x} \cdot \frac{N - r}{r - 1} = \frac{0,7176}{0,9376 - 0,7176} \cdot \frac{25 - 5}{5 - 1} = \underline{\underline{16,3}}$$

$$\nu_1 = r - 1 = 4$$

$$F_{st} = \{2,9 - 4,4 - 7,1\}$$

$$\nu_2 = N - r = 20$$

тативным признаком, в котором учтено влияние матерей. Учесть влияние матерей в описываемых комплексах можно, приняв в качестве результативного признака или разность между величиной признака у каждой дочери и ее матери $d = Д - М$, или простой индекс производителя $B = 2Д - М$.

Пятый показатель наследуемости и определяется по таким комплексам — второй (табл. 36) и третий (табл. 37) примеры.

Таблица 37

Определение пятого показателя наследуемости с учетом влияния матерей по простому селекционному индексу

Отцы	А	Б	В	Г	Е
Индексы	4,5; 4,3;	4,3; 4,2;	4,1; 4,1;	4,0; 4,0;	3,8; 3,5;
отцов по	4,5; 4,3	4,2; 4,2;	4,0; 4,0;	3,9; 3,8;	3,5
каждой до-		4,1	3,9; 3,9	3,7; 3,6;	
чери				3,6	
n_i	4	5	6	7	3
M_i	4,4	4,2	4,0	3,8	3,6

$$r = 5; N = 25; M_0 = 4,0$$

$$C_x = \sum n_i (M_i - M_0)^2 = 4 (4,4 - 4,0)^2 + \dots + 3 (3,6 - 4,0)^2 = 1,60$$

$$C_y = \sum (V - M_0)^2 = (4,5 - 4,0)^2 + \dots + (3,5 - 4,0)^2 = 1,94$$

$$h_5^2 = C_x / C_y = 1,60 / 1,94 = \underline{\underline{0.823}}$$

$$F_{h_5^2} = \frac{C_x}{C_y - C_x} \cdot \frac{N - r}{r - 1} = \frac{1,60}{1,94 - 1,60} \cdot \frac{25,5}{5 - 1} = \underline{\underline{23.5}}$$

$$\nu_1 = r - 1 = 4$$

$$\nu_2 = N - r = 2$$

$$F_{st} = \{2,9 - 4,4 - 7,1\}$$

Во втором примере взяты те же пять отцов с их 25 дочерьми, что и в первом примере, но для каждой дочери добавлена величина признака у ее матери. На основе 25 пар значений получено 25 разностей $d = D - M$ между процентом жира в молоке дочери и ее матери, которые и использованы в качестве результативного признака.

	Е
4,0;	3,8; 3,5;
3,8;	3,5
3,6;	
3,6	
	3
	3,6

$$4,0)^2 = 1,60$$

$$0)^2 = 1,94$$

$$= 23,5$$

5 дочерями,
добавлен
р значений
ом жира в
ы в качесг-

Оказалось, что показатель наследуемости жирномолочности в изученной группе имеет высокую степень достоверности. С вероятностью высшей степени ($P > 0,999$) можно утверждать, что в генеральных совокупностях дочерей изученных отцов будет проявляться высокая наследуемость, следовательно, обеспечен высокоэффективный отбор дочерей по отцам или отцов по дочерям.

Такой ~~положительный~~ результат получен на той же группе отцов и дочерей, на которой анализ без учета качества матерей дал небольшой и недостоверный показатель наследуемости. Очевидно, в первом примере анализ наследуемости по отцам был затемнен неравномерным подбором матерей к отцам.

Необходимо иметь в виду, что неравномерный подбор матерей к отцам может привести и к противоположным результатам — большому разнообразию дочерей, происходящих от отцов, генетически достаточно сходных.

Наиболее практически ценные результаты получаются при учете качества матерей, если взять за результативный признак простой индекс производителя, равный удвоенному качеству дочери минус качество матери: $B = 2Д - М$. В этом случае не только получается неискаженная оценка достоверности показателя наследуемости, но и сам результативный признак выражается в форме, очень ценной для характеристики вероятного уровня наследственных задатков исследуемых производителей (ВУНЗ).

При определении пятого показателя наследуемости с учетом индивидуальных значений простого селекционного индекса — третий пример (см. табл. 37) — вместо значения процента жира для каждой дочери берется величина простого селекционного индекса $B = 2Д - М$.

Например, процент жира в молоке у первой дочери был 4,2, а у ее матери 3,9; по этой дочери индивидуальное значение индекса $B_1 = 2 \cdot 4,2 - 3,9 = 4,5$; по второй дочери $B_2 = 2 \cdot 4,2 - 4,1 = 4,3$; по последней $B_{25} = 2 \cdot 3,6 - 3,7 = 3,5$.

Так же как и во втором примере, уточнение результативного признака (учет качества матерей в форме селекционного индекса) выявило действительную степень наследуемости в потомстве изученных отцов, что было затемнено в первом примере, приведенном для той же группы дочерей тех же пяти отцов, но без учета качества матерей.

Из трех только что описанных показателей наследуемости по отцам самый простой — это первый (см. табл. 35). Для его получения не требуется привлечения сведений о качестве матерей. (В общей системе это четвертый показатель.) Но при использовании этого показателя всегда возможно и преувеличение и преуменьшение действительной степени наследуе-

мости по отцам вследствие случайного неравномерного подбора матерей к отцам.

Этого недостатка не имеет пятый показатель, описанный во втором и третьем примерах, так как при его определении учитывается качество матерей. Этот показатель не только наиболее точно оценивает наследуемость по отцам, но и удобен в другом отношении: для его определения требуется расчет селекционных индексов, которые могут быть использованы для племенной оценки производителей.

Рассчитать пятый показатель наследуемости для группы отцов можно по обычным корреляционным решеткам связи между дочерьми и матерями в потомстве каждого отдельного производителя, без предварительного расчета индивидуальных значений простого селекционного индекса. Делается это следующим образом. Для каждого производителя, оставившего потомство в данном стаде или в племенном гнезде, составляется корреляционная решетка связи его дочерей с их матерями, подобная той, которая приведена в табл. 32. В каждой такой решетке определяются следующие показатели:

n — число пар дат по дочерям и матерям, или объем корреляционного комплекса. В табл. 32 $n=56$;

$D = A + k \frac{S_1}{n}$ — средняя величина признака для дочерей данного производителя. В табл. 32 $D = 4,1 + 0,1 \cdot \frac{-49}{56} = 4,01$;

$M = A + k \frac{S_1}{n}$ — средняя величина признака для матерей.

В табл. 32 $M = 4,1 + 0,1 \cdot \frac{-14}{56} = 4,07$;

$B_i = 2D - M$ — средняя величина простого селекционного индекса для данного (одного) отца. В табл. 32 $B = 2 \cdot 4,01 - 4,07 = 3,95$. Точно такая же величина получилась бы, если сначала определить 56 индивидуальных простых индексов по каждой дочери данного производителя и ее матери, а потом из всех полученных значений получить среднюю величину;

$C_i = k^2(2C_d + 2C_m - C_{\text{отца}})$ — дисперсия простого селекционного индекса одного производителя, равная удвоенной дисперсии по разностям плюс удвоенная дисперсия по дочерям минус дисперсия по матерям (все помножено на квадрат классового промежутка). В табл. 32 $C_i = 0,01(2 \cdot 137,1 + 2 \cdot 94,1 - 84,5) = 3,78$.

Показатели
му производитель
тель наследуемос

$h_5^2 =$

Например, для
 $n_1 = 56, 100, 75$
4,2; 3,9) и четыре
ных достаточно,
мости следующие

Σ

$\Sigma n_i B_i = 56 \cdot 4$

$\Sigma n_i B_i^2 = 56 \cdot 4,0^2$

C_2

C

$F_{h_5^2} = \frac{C}{C}$

$v_1 = r - 1 = 4$

$v_2 = N - r =$

Пятый и
в племе

Описанным с
по отцам в отно
в девяти племен

Показатели n_i , B_i и C_i требуется рассчитать по каждому производителю исследуемой группы. Тогда пятый показатель наследуемости можно определить по формуле

$$h_5^2 = \frac{C_x}{C_y}; \quad \left\{ \begin{array}{l} C_x = \Sigma n_i B_i^2 - \frac{(\Sigma n_i B_i)^2}{\Sigma n_i} \\ C_y = C_x + C_z; C_z = \Sigma C_i \end{array} \right\}$$

Например, для четырех производителей с числом дочерей $n_i = 56, 100, 75$ и 29 получено четыре индекса $B_i (4,0; 3,8; 4,2; 3,9)$ и четыре дисперсии $C_i (3,8; 8,3; 8,0$ и $6,9)$. Этих данных достаточно, чтобы рассчитать пятый показатель наследуемости следующим образом:

$$\Sigma n_i = 56 + 100 + 75 + 29 = 260;$$

$$\Sigma n_i B_i = 56 \cdot 4,0 + 100 \cdot 3,8 + 75 \cdot 4,2 + 29 \cdot 3,9 = 1032,1;$$

$$\Sigma n_i B_i^2 = 56 \cdot 4,0^2 + 100 \cdot 3,8^2 + 75 \cdot 4,2^2 + 29 \cdot 3,9^2 = 4104,09;$$

$$C_z = 3,8 + 8,3 + 8,0 + 6,9 = 27,0;$$

$$C_x = 4104,09 - \frac{1032,1^2}{260} = 7,05;$$

$$h_5^2 = \frac{7,05}{7,05 + 27,0} = 0,21;$$

$$F_{h_5^2} = \frac{C_x}{C_z} \cdot \frac{\Sigma n_i - r}{r - 1} = \frac{7,05}{27,0} \cdot \frac{260 - 4}{4 - 1} = 22,2;$$

$$v_1 = r - 1 = 4 - 1 = 3;$$

$$F_{st} = \{2,6 - 3,9 - 5,6\}.$$

$$v_2 = N - r = 260 - 4 = 266;$$

**Пятый и четвертый показатели наследуемости
в племенных стадах Новосибирской области
и Алтайского края**

Описанным способом был проведен анализ наследуемости по отцам в отношении жирномолочности и обильномолочности в девяти племенных стадах крупного рогатого скота Новоси-

бирской области и Алтайского края. В качестве первичных материалов были использованы племенные записи, тщательно проводившиеся в племенных стадах (это было обязательным условием включения хозяйства в исследование). Процент жира в молоке дочерей и матерей брался без поправок, для удоя за 300 дней вносились поправки на возраст и условия кормления и содержания. Почти для всех дочерей и матерей имелись сведения о нескольких лактациях, поэтому объединялись в пары каждая лактация дочери с каждой лактацией матери.

Для более детального анализа рассчитывались (табл. 38) два показателя наследуемости по отцам — четвертый (без учета влияния матери) и пятый (с учетом влияния матерей).

Таблица 38

Четвертый и пятый показатели наследуемости жирномолочности и обильномолочности в племенных стадах крупного рогатого скота Новосибирской области и Алтайского края

Совхозы	Жирномолочность (процент жира в удое за 300 дней)				Обильномолочность (удой за 300 дней)			
	число производителей r	число пар лактаций у дочерей и их матерей N	показатели наследуемости, %		число производителей r	число пар лактаций у дочерей и их матерей N	показатели наследуемости, %	
			четвертый h_4^2	пятый h_5^2			четвертый h_4^2	пятый h_5^2
Алейский	35	2170	14	21	22	4143	15	12
Троицкий	21	1335	22	17	15	4674	12	8
Первомайский	23	2773	20	18	23	2756	16	14
Опыт. х-во СибНИИЖа	19	902	20	20	17	4616	11	10
Совхоз № 1	13	824	7	6	12	841	15	15
Покровский	30	4306	6	8	30	4306	5	6
Обской	14	686	4	3	15	740	11	7
Бийский	39	14494	3	2	39	14520	3	5
Косихинский	19	1295	3	1	12	1915	6	9
По группе племенных хозов	213	28985	11	11	185	28511	9	9

По наследуемости жирномолочности ясно выделяются группы производителей, оставивших своих дочерей в первых четырех совхозах: Алейском и Троицком Алтайского края, Первомайском и опытном хозяйстве СибНИИЖа Новосибирской области. Оба показателя наследуемости по отцам в этих четырех совхозах значительно выше, чем в остальных. Ясно, что в этих совхозах имеются собственные племенные ресурсы улучшения жирномолочности на основе отбора лучших производителей.

Столь же ясно, что в остальных пяти совхозах — совхозе № 1 и Обском Новосибирской области, Покровском, Бийском и Косихинском Алтайского края — нельзя ожидать достаточной эффективности отбора среди своих производителей в отношении жирномолочности. Оба показателя наследуемости по группам отцов в этих совхозах имеют хотя и достоверную, но незначительную величину: $1\frac{1}{2}$ –8%. Это указывает на возможность только очень медленного улучшения жирномолочности на основе племенного отбора производителей из этих совхозов.

Дополнительную характеристику наследуемости жирномолочности в изученных совхозах дает сравнение пятого и четвертого показателей по отдельным группам отцов.

В Алейском совхозе пятый показатель наследуемости (21%) значительно больше четвертого (14%). Это могло быть только при таком неравномерном подборе матерей к отцам, при котором лучшие по жирномолочности отцы прикреплялись к худшим по этому признаку матерям, например к высокомо-лочным коровам с пониженным процентом жира в молоке. Это обстоятельство снизило четвертый показатель наследуемости (без учета обратного подбора матерей). Пятый же показатель (с учетом действия матерей) восстановил истинную характеристику наследуемости жирномолочности по отцам в этой группе производителей.

В Троицком совхозе наблюдается обратное соотношение: пятый показатель (17%) оказался меньше четвертого (22%). В этом совхозе лучшие по жирномолочности отцы прикреплялись преимущественно к лучшим же матерям (по этому признаку), что и привело к неправильной, завышенной характеристике наследуемости при расчете четвертого показателя. Пятый показатель, полученный с учетом такого действия матерей, дал и в этом случае более правильную, незавышенную характеристику наследуемости.

В отношении обильномолочности совхозов меньше четвертого оказался в большинстве совхозов системой подбора. Это обстоятельство объясняется обычной системой подбора — лучшие по удою матери прикрепляются к лучшим отцам, или тем, что к лучшим маточным стадам прикреплены лучшие производители. По этой причине происходит завышение четвертого показателя наследуемости, пятый же показатель ликвидирует это завышающее искажение и дает более правильную характеристику наследуемости по отцам.

Следует также отметить, что показатели наследуемости в отношении жирномолочности и обильномолочности не всегда совпадают.

Если расположить совхозы по убывающей величине пятого показателя наследуемости сначала в отношении жирномолочности, а потом обильномолочности, то получится два следующих ранжированных ряда, в которых порядковый номер, или ранг совхоза, характеризует степень изучаемой наследуемости:

По жирномолочности		По обильномолочности	
	$h_5^2, \%$		$h_5^2, \%$
1. Алейский . . .	21	1. Совхоз № 1 . . .	15
2. Опыт. х-во СибНИИЖа . . .	20	2. Первомайский . . .	14
3. Первомайский . . .	18	3. Алейский . . .	12
4. Троицкий . . .	17	4. Опыт, х-во СибНИИЖа . . .	10
5. Покровский . . .	8	5. Косихинский . . .	9
6. Совхоз № 1 . . .	6	6. Троицкий . . .	6
7. Обской . . .	3	7. Обской . . .	7
8. Бийский . . .	2	8. Покровский . . .	6
9. Косихинский . . .	1	9. Бийский . . .	5

Сравнение этих рядов показывает, что ряд, характеризующий степень наследуемости обильномолочности, отличается меньшим размахом показателей (по жирномолочности размах 1—21, по обильномолочности 5—15) и нерезким отличием совхозов с высокими и низкими показателями наследуемости. Очевидно, в изученной группе совхозов селекция на обильномолочность проводилась с более одинаковой интенсивностью, что и дало большую выравненность производителей по их наследственным особенностям. В отношении жирномолочности такой выравненности нет: интенсивность отбора на повышение этого признака в разных совхозах была разная, что и привело к большим различиям данных стад по степени наследуемости жирномолочности.

Соответствие наследуемости по отцам жирномолочности и обильномолочности можно характеризовать ранговым коэффициентом корреляции. Для этой цели надо взять по каждому совхозу разность рангов (например, по Алейскому совхозу $1-3=-2$, по Косихинскому $9-5=+4$ и т. д.) и эти разности возвести в квадрат. Все полученные квадраты надо сложить, и сумму квадратов $\sum d^2$ подставить в формулу Спирмана (n — число совхозов)

$$r_s = 1 - \frac{\sigma \sum d^2}{n(n^2 - 1)} = 1 - \frac{6 \cdot 64}{9(9^2 - 1)} = 0,47.$$

Оказалось, что в изученных племенных стадах жирномолочность и обильномолочность имеют среднее соответствие в наследуемости по отцам: $r_s=0,47$. Обусловленность наследуемо-

сти одного из этих признаков наследуемостью другого составляет

$$r_s^2 = 0,47^2 = 0,22, \text{ или } 22\%.$$

Это значит, что из всей суммы факторов, определяющих наследуемость, примерно одна пятая (22%) были общими для наследуемости жирномолочности и обильномолочности. Остальные 78% факторов действовали отдельно на наследуемость этих двух признаков.

Шестой, седьмой, восьмой и девятый показатели наследуемости

Следующие четыре показателя наследуемости — шестой, седьмой, восьмой и девятый — определяются на основе материалов полиаллельных скрещиваний, собранных в полный двухфакторный дисперсионный комплекс. В таких комплексах исследуется потомство нескольких отцов, осеменивших одинаковое число одних и тех же матерей: одна и та же группа матерей скрещивалась последовательно с каждым отцом.

Эти показатели, так же как и все входящие в описываемую систему, определяются без разложения межгруппового среднего квадрата. Техника их расчетов может быть показана на том же примере, на котором иллюстрировалось получение этих же показателей с разложением среднего квадрата (см. табл. 14 и 15).

Получение сумм квадратов и определение достоверности показателей наследуемости не меняется, но нахождение самих показателей наследуемости (шестого, седьмого, восьмого и девятого) производится иначе. Этот процесс показан ниже, суммы квадратов взяты из табл. 15. Затем для примера из этой же таблицы рассчитаны показатели наследуемости более совершенным и простым способом.

Разнообразие	Суммы квадратов (из табл. 15)	Показатели наследуемости $h^2 = C_i : C_y$	
По отцам	$C_s = 96$	Шестой	$h_6^2 = 96/464 = 0,21$
По матерям	$C_d = 90$	Седьмой	$h_7^2 = 90/464 = 0,19$
По взаимодействиям	$C_{s/d} = 126$	Восьмой	$h_8^2 = 126/464 = 0,27$
По обоим родителям	$C_x = 312$	Девятый	$h_9^2 = 312/464 = 0,67$
	$(C_x = n \sum D_{12}^2; r_x = r_1 r_2 - 1)$		$\eta_z^2 = 152/464 = 0,33$
Случайное	$C_z = 152$		$h_9^2 + \eta_z^2 = 1,00$
Общее	$C_y = 464$		

Использование описываемой группы показателей наследуемости для выявления степени и достоверности наследственных влияний отцов, матерей, их взаимодействий и обоих родителей уже описано в пояснениях к табл. 15.

Особое внимание необходимо уделять восьмому показателю наследуемости — по взаимодействиям, обычно очень слабо освещаемой в литературе. Этот показатель определяет ту долю фенотипического разнообразия признака, которая отражает влияние разнообразия подбора пар отец—мать. Чем больше этот показатель, тем более различно значение матерей при разных отцах: лучшая мать (по своим детям) при одном отце не будет лучшей при другом отце. Значительная достоверная величина восьмого показателя означает, что достаточно велико значение подбора определенного отца только к определенной матери. И наоборот, при малой величине восьмого показателя практически безразлично, какую мать прикреплять к какому отцу: значение подбора в этих случаях невелико.

Обычно на практике бывает трудно организовать или подобрать группы полиаллельного скрещивания. Но все же ввиду очень больших преимуществ группы показателей наследуемости, которая определяется по результатам такого скрещивания, желательно не упускать возможности подобрать материалы для двухфакторного комплекса по отцам и матерям. В качестве примера можно привести наше исследование триаллельных скрещиваний для определения шестого, седьмого, восьмого и девятого показателей наследуемости живого веса при рождении за несколько лет в племенном стаде опытного хозяйства СибНИИЖа. Были подобраны 19 групп, каждая из трех отцов и нескольких матерей, осемененных каждым из этих отцов, в результате чего получено различное число телят (всего 839 телят от 142 матерей). Для каждой группы составлен полный двухфакторный дисперсионный комплекс и определены вышеописанным способом четыре показателя наследуемости:

Группы отцов	Число		Показатели наследуемости, %			
	матерей на каждого отца	телят	6-й (по отцам)	7-й (по матерям)	8-й (по взаимодействиям)	9-й (по обоим родителям)
Снежок—Марс—Удалый .	4	24	26	34	13	73
Снежок—Марс—Зевс .	4	22	20	27	40	87
Снежок—Марс—Чемпион .	7	43	12	21	18	51
Снежок—Марс—Гарпун .	8	52	14	21	28	63
Снежок—Гарпун—Ловкий .	5	27	26	10	12	48
Снежок—Гарпун—Зевс .	6	36	17	24	34	75
Снежок—Гарпун—Чемпион .	10	62	13	17	30	60

Снежок—Чемпион
Снежок—Зевс—
Снежок—Зевс—
Снежок—Удалый
Снежок—Удалый
Марс—Гарпун—
Марс—Гарпун—
Марс—Чемпион
Марс—Чемпион
Гарпун—Чемпион
Гарпун—Чемпион
Чемпион—Удалый

По всем гру

Это исследо

следуемости жи

1. Наследуе

в среднем явно
÷ 28) %, что м
теринского ори
периоде.

2. В некотор
отцам, наприме

Сн

Сн

Га

Че

В этих 4 гру
го 5: Снежок, Г
они имеют стол
при рождении
щее действие),
следственное и

3. Значител
теринским взаи
необходимость
в изученном п

Группы отцов	Число		Показатели наследуемости, %			
	матерей на каждого отца	телят	6-й (по отцам)	7-й (по матерям)	8-й (по взаимодействиям)	9-й (по обоим родителям)
Снежок—Чемпион—Удалый .	7	42	21	16	2	39
Снежок—Зевс—Юмор .	5	27	28	33	23	84
Снежок—Зевс—Челнок .	5	28	1	26	32	59
Снежок—Удалый—Зевс .	8	46	4	44	36	84
Снежок—Удалый—Челнок .	8	52	18	24	29	71
Марс—Гарпун—Чемпион .	19	115	2	20	46	68
Марс—Гарпун—Ловкий .	6	34	2	5	54	61
Марс—Чемпион—Удалый .	4	23	5	44	28	77
Марс—Чемпион—Ловкий .	12	67	17	21	33	71
Гарпун—Чемпион—Ловкий .	13	76	21	16	11	48
Гарпун—Чемпион—Удалый .	5	29	4	63	20	87
Чемпион—Удалый—Ловкий .	6	34	26	20	18	64
По всем группам .	142	839	14,6 1÷28	25,6 5÷63	26,8 2÷54	67,0 39÷87

Это исследование выявило следующие особенности в наследуемости живого веса при рождении.

1. Наследуемость по матерям $\bar{h}_7^2 = 26 (5 \div 63) \%$ оказалась в среднем явно больше наследуемости по отцам $\bar{h}_6^2 = 15 (1 \div 28) \%$, что можно объяснить дополнительным влиянием материнского организма на развитие телят в эмбриональном периоде.

2. В некоторых группах, наоборот, выше наследуемость по отцам, например в группах:

	$\bar{h}_6^2, \%$	$\bar{h}_7^2, \%$
Снежок—Гарпун—Ловкий .	26	10
Снежок—Чемпион—Удалый .	21	16
Гарпун—Чемпион—Ловкий .	21	16
Чемпион—Удалый—Ловкий .	26	20

В этих 4 группах, по 3 отца в каждой, не 12 отцов, а всего 5: Снежок, Гарпун, Ловкий, Чемпион и Удалый. Очевидно, они имеют столь сильное наследственное влияние на живой вес при рождении своих детей (или повышающее, или понижающее действие), что оно побеждает обычно преобладающее наследственное и соматическое влияние матерей.

3. Значительной оказалась наследуемость по отцовско-материнским взаимодействиям $\bar{h}_8^2 = 27 (2 \div 54)$, что указывает на необходимость дифференцированного подбора отцов матерям в изученном племенном стаде.

4. По некоторым группам восьмой показатель, наоборот, имеет незначительную величину, например в группах:

	$h_8^2, \%$
Снежок—Чемпион—Удалый . . .	2
Гарпун—Чемпион—Ловкий . . .	11
Снежок—Гарпун—Ловкий . . .	12
Снежок—Марс—Удалый . . .	13
Снежок—Марс—Чемпион . . .	18
Чемпион—Удалый—Ловкий . . .	18

В этих 6 группах 6 отцов: Снежок, Чемпион, Удалый, Гарпун, Ловкий, Марс. Очевидно, именно эти производители в указанных группах дают достаточно выравненное потомство независимо (в значительной степени) от подбора матерей.

Несколько упрощая, можно считать, что лучшие из этих 6 отцов дают лучших детей с любой матерью, а худшие дают плохих детей тоже с любой матерью. Поэтому при выражировке плохих быков можно не опасаться, что из хозяйства уходит производитель, который мог бы с некоторыми матерями дать хорошее потомство. Но это только в пределах того материнского стада, которое входило в группы, давшие пониженные значения восьмого показателя.

Например, быки Марс — Чемпион — Гарпун на маточном поголовье их группы имели повышенное значение восьмого показателя (46%), а эти же Марс и Чемпион с третьим производителем — Снежком на другом маточном поголовье дали заниженное значение восьмого показателя (18%).

5. Девятый показатель наследуемости (по обоим родителям) оказался достаточно высоким: $\bar{h}_9^2 = 67 (39 \div 87) \%$, что указывает на большие возможности племенного отбора в изученном стаде в отношении данного признака.

Десятый, одиннадцатый и двенадцатый показатели наследуемости

Следующие три показателя наследуемости — десятый, одиннадцатый и двенадцатый — определяются на основе результатов обычных скрещиваний, собранных в иерархический комплекс. В таких комплексах исследуется потомство нескольких отцов, к которым были прикреплены различные, не одни и те же, матери (см. рис. 6).

Эти показатели, так же как и все включенные в описываемую систему, определяются без разложения межгруппового среднего квадрата. Техника их расчетов может быть показана на том же примере, на котором иллюстрировалось получение этих же показателей на основе разложения межгруппового

среднего
ратов и
сти не м
мости п
ным спо
рии, вкл
из табл.

Раз

По от

По ма
имо

По об
лям

Случай

Общее

Знач
зателей
предыду
факторн
то, что с
анализе
наследу

Для
иерархи
низация
чаемой
возможн
ствий. Г
ных сис

Трин
основе
неаддит
сы (адд
нотипич

среднего квадрата (см. табл. 16 и 17). Получение сумм квадратов и определение достоверности показателей наследуемости не меняется, но нахождение самих показателей наследуемости производится иначе, более совершенным и единообразным способом, принятым для всех показателей второй категории, включенных в описываемую систему (суммы квадратов — из табл. 17):

Разнообразие	Суммы квадратов (из табл. 17)	Показатели наследуемости, $h^2 = C_i : C_y$	
По отцам	$C_s = 96$	Десятый	$h_{10}^2 = \frac{96}{464} = 0,21$
По матерям и взаимодействиям	$C_{d+s/d} = 216$	Одиннадцатый	$h_{11}^2 = \frac{216}{464} = 0,46$
По обоим родителям	$C_x = 312$ $(C_x = n \Sigma D_{12}^2;$ $v_x = r_1 r_2 - 1)$	Двенадцатый	$h_{12}^2 = \frac{312}{464} = 0,67$
Случайное	$C_z = 152$		$\eta_z^2 = 152/464 = 0,33$
Общее	$C_y = 464$		$h_{12}^2 + \eta_z^2 = 1,00$

Значение и возможности использования этой группы показателей наследуемости в общем такие же, как и показателей предыдущей группы, определяемых на основе полных двухфакторных дисперсионных комплексов. Только надо помнить: то, что обычно называется наследуемостью «по матерям» при анализе иерархических комплексов, в действительности есть наследуемость по матерям и взаимодействиям.

Для экспериментов или анализа племенных записей удобны иерархические комплексы как более простые, но сама организация этих комплексов суживает объем информации, получаемой из имеющихся материалов, тем, что оказывается невозможным отделить влияние матерей от влияния взаимодействий. Поэтому невозможен и прогноз эффективности различных систем подбора отцов к матерям.

Тринадцатый показатель наследуемости

Тринадцатый показатель наследуемости определяется на основе разложения генотипической вариации на аддитивную, неаддитивную части и равен отношению аддитивной вариации (аддитивной части генотипической вариации) к общей фенотипической вариации: $h_{13}^2 = \sigma_A^2 / \sigma_\varphi^2$.

Применяется этот показатель наследуемости в специальных генетических исследованиях. Методы его нахождения и использования описаны в главе о разложении генетической вариации и проиллюстрированы на примерах (см. табл. 26—29, а также стр. 113—117 и рис. 8 и 9).

ПОКАЗАТЕЛИ НАСЛЕДУЕМОСТИ ТРЕТЬЕЙ КАТЕГОРИИ (ЧЕТЫРНАДЦАТЫЙ И ПЯТНАДЦАТЫЙ)

Определение четырнадцатого и пятнадцатого показателей, характеризующих степень наследуемости таких признаков, которые не могут быть точно измерены, но имеют различную степень своего проявления, на основе чего можно составить ранжированный ряд особей, производится с помощью непараметрических показателей связи между детьми и родителями.

Четырнадцатый показатель наследуемости равен показателю корреляции рангов Спирмана, который рассчитывается по формуле

$$r_s = 1 - \frac{\sigma \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} = h_{14}^2,$$

если нет повторных (усредненных) рангов, если есть — то по общей для всех случаев формуле

$$r_s = \frac{C_1 + C_2 - \Sigma d^2}{2 \sqrt{C_1 C_2}} = h_{14}^2,$$

применение которой показано в табл. 30.

Пятнадцатый показатель наследуемости определяется по Шварцу и Уирдену [169] по формуле

$$h_{15}^2 = f \cdot \frac{\bar{r}_+ - \bar{r}_-}{\bar{R}_+ - \bar{R}_-}$$

см. табл. 30, 31).

Непараметрические показатели наследуемости предложены недавно и опыт их применения еще очень небольшой.

ЗАВИСИМО

Чтобы прав
теоретических
ходимо достато
висит их вел
сти только от
признаку, или
ным с прир
высокий или н
структуре пле
шению этих во
ватели.

Прежде вс
природы при
присуща боль
Даусон, Яо
природы разл
нов, выращи
Показатели н
иерархическо
вей — бычков
ных признако

1) призна
убойны
экстерь
глазом
хозяйст

живой
возрас
высота

10 Заказ

ЗАВИСИМОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Чтобы правильно применять показатели наследуемости в теоретических исследованиях и практической работе, необходимо достаточно ясно представлять, от каких факторов зависит их величина. Зависит ли показатель наследуемости только от степени наследуемости, присущей данному признаку, или подвержен и другим влияниям, не связанным с природой изучаемого свойства? Что означает высокий или низкий показатель наследуемости при разной структуре племенных групп и в разных условиях жизни? Решению этих вопросов посвятили свои работы многие исследователи.

Прежде всего, выяснялась зависимость наследуемости от природы признака, делались попытки найти свойства, которым присуща большая или малая степень наследуемости.

Даусон, Яо, Кук [33] изучали зависимость наследуемости от природы различных признаков у бычков молочных мортгорнов, выращенных на опытной станции в Белствилле (США). Показатели наследуемости определялись на основе анализа иерархического комплекса из 9 отцов, 51 матери и 58 сыновей — бычков-кастратов. По степени наследуемости 27 изученных признаков авторами распределены в 4 группы:

- 1) признаки с высокой наследуемостью ($h^2 = 40\text{--}70\%$):
 - убойный вес,
 - экстерьерная оценка перед убоем,
 - глазомерная оценка туш,
 - хозяйственная скороспелость (возраст достижения 410 кг),
 - живой вес при рождении,
 - возраст при отъеме (при достижении 225 кг),
 - высота в холке,

- ширина морды,
глубина груди;
- 2) признаки со средней наследуемостью ($h^2 = 20\div 40\%$):
обхват пясти,
высота грудины (от земли);
- 3) признаки с низкой наследуемостью ($h^2 = 5\div 20\%$):
средний суточный привес,
оплата корма привесом,
ширина брюха,
ширина груди,
высота крестца;
- 4) признаки с нулевой наследуемостью:
ширина в моклоках,
длина туловища,
длина зада,
длина носовой части головы,
ширина в плечелопаточных сочленениях.

Классификация признаков по их наследуемости, данная Даусоном, Яо и Куком, не подтвердилась дальнейшими исследованиями: многие работы выявили сильное разнообразие показателей наследуемости для признаков любой классификационной группы.

Джонсон и Кёрли [80] изучали влияние на наследуемость природы различных признаков молочности и возраста коров на 8413 парах дочь—мать швицкого скота, разводимого в 38 хозяйствах штата Висконсиния (США). Первичные данные взяты из племенных книг за период с 1936 по 1957 г. Лактации брались не короче 200 дней, причем если у одной матери было несколько дочерей, то ее удои сопоставлялся (повторялся) с удоями каждой дочери.

Степень наследуемости определялась средним показателем наследуемости по регрессии дочь—мать в потомстве отдельных отцов (табл. 39). Результаты показывают, что возраст дочерей и матерей (выраженный порядковым номером лактации) слабо сказывается на примененном показателе наследуемости. Природа признака, наоборот, сильно влияет на наследуемость: показатели наследуемости по процентному содержанию жира в молоке оказались явно больше, чем для других двух признаков. Длительность учетного периода в лактации также влияла на наследуемость: чем длиннее учетный период, тем выше показатели наследуемости. Особенно это заметно для процентного содержания жира в молоке.

Несколько иные результаты в отношении значения природы признаков получились в других исследованиях: не всегда жирномолочность имеет большие показатели наследуемости, чем обильномолочность.

По отдельным удо
рей
только первые
коровы с двумя
I лактац
II лактац
коровы с тремя
I лактац
II лактац
III лактац
коровы с четы
I лактац
II лактац
III лактац
VI лактац

По средним удо
рей
первые 2 ла
первые 3 ла
первые 4 ла
По первой лакта
ней из всех
первые 2 ла
первые 3 ла
первые 4 ла
За первые 100
таций
За первые 200
ции
За первые 305
таций

Пирхнер [1]
ды признаков
следуемости
за лактацию
необычное со
удоя — одно
— ошибками
По мере н
мости разных

Таблица 39

Зависимость наследуемости от природы признака молочности,
от возраста и от продолжительности учетного периода
лактации по Джонсону и Кёрли

Источники разнообразия	Показатели наследуемости, $h^2 = 2R_{д/м} \%$		
	удой за лактацию	количество молочного жира в удое	процент жира в молоке
По отдельным удоям дочерей и мате- рей			
только первые лактации	42	37	80
коровы с двумя лактациями			
I лактация	26	28	55
II лактация	30	38	69
коровы с тремя лактациями			
I лактация	33	35	62
II лактация	22	22	80
III лактация	33	16	70
коровы с четырьмя лактациями			
I лактация	42	47	53
II лактация	10	— 7	35
III лактация	11	— 9	75
VI лактация	58	50	71
По средним удоям дочерей и мате- рей			
первые 2 лактации	36	39	68
первые 3 лактации	37	25	86
первые 4 лактации	40	32	87
По первой лактации дочери и сред- ней из всех лактаций ее матери			
первые 2 лактации матерей	34	35	68
первые 3 лактации матерей	42	36	81
первые 4 лактации матерей	50	56	78
За первые 100 дней первой лакта- ции	30	31	44
За первые 200 дней первой лакта- ции	36	32	63
За первые 305 дней первой лак- тации	42	37	80

Пирхнер [142] изучал зависимость наследуемости от приро-
ды признаков молочности у тирольского скота. Показатели на-
следуемости признаков по второй лактации получены для удоя
за лактацию 45%, для процента жира в молоке — 30%. Такое
необычное соотношение показателей автор объясняет: для
удоя — однородностью условий жизни, а для процента жира
— ошибками его определения.

По мере накопления фактического материала по наследуе-
мости разных признаков начала выясняться неверность, каза-

лось бы, очевидного и простого мнения о том, что показатель наследуемости определяет свойство признака — его большую или меньшую наследуемость и, следовательно, его меньшую или большую подверженность посторонним (для данного свойства) влияниям, его большую или меньшую устойчивость против разнообразных влияний условий жизни, а также других факторов.

В 1957 г. Эль-Шими [38] после изучения работ по наследуемости пришел к заключению, что наследуемость вовсе не постоянное свойство данного признака, так как, по крайней мере, показатели этого свойства сильно меняются в зависимости от особенностей того материала, на котором они изучаются, и от способов их расчета. Именно это представление о зависимости наследуемости (проявляющейся в своих показателях) от многих влияний определило направление работ самого Эль-Шими в области изучения явления наследуемости. В своем обширном и глубоком исследовании [38] он изучил зависимость наследуемости молочности от пяти факторов:

- 1) природы признаков (обильно- и жирномолочность),
- 2) возраста коров (I, II, III лактации),
- 3) почвенных разностей тех лугов и пастбищ, с которых изученные коровы получали сено и траву (почвы глинистые, торфяные, песчаные),
- 4) способа расчета показателей наследуемости,
- 5) способа группировки материала (с разделением по отдельным отцам и без этого разделения).

Первичные данные Эль-Шими взял из племенных книг фризской породы крупного рогатого скота, разводимого в провинции Фрисланд, за период с 1920 по 1947 г. Общая численность материала — 8825 пар лактаций по дочерям и матерям в потомстве 286 отцов. Эль-Шими провел тщательный отбор и браковку первичных данных с тем, чтобы в максимальной степени освободиться от побочных влияний и подобрать наиболее однородный материал. Сделано это было следующим образом:

материалы двух военных лет были исключены из анализа; слишком короткие и слишком длинные лактации исключались, анализировались только лактации продолжительностью от 260 до 360 дней;

чтобы исключить влияние длины лактации на абсолютную величину удою, обильномолочность измерялась среднесуточным удоем за лактацию;

жирномолочность изучалась только за те лактации, за которые изучалась обильномолочность;

при составлении корреляционных решеток по отдельным отцам исключались малочисленные группы, были оставлены группы от 15 до 84 пар дочь—мать на одного отца;

изучал
спаривани
допуска
лактации
более 6 м
больши
ного хозя

Зависимо

Влияния

Лактации
I
II
III
Почвы
глинистые
торфяные
песчаные
По всем
лактациям
По всем
почвам
По всем
материалам

Резуль
выравни
встречает
проведенн
незначите
ставлен
процен

изучалось потомство, происшедшее только от естественного спаривания, но не от искусственного осеменения;

допускалась разница в возрасте начала одной и той же лактации (первой, второй, третьей) у дочери и ее матери не более 6 месяцев;

большинство пар дочь—мать от одного отца взяты из одного хозяйства.

Таблица 40

Зависимость наследуемости от различных факторов по Эль-Шими

Влияния	Число пар лактаций у дочерей и их матерей	Взвешенные средние показателей по отдельным отцам				Показатели по всей группе дочерей и матерей без разделения по отдельным отцам			
		обильномолочность		жирномолочность		обильномолочность		жирномолочность	
		$h_2^2 = 2R$	$h_1^2 = 2r$	$h_2^2 = 2R$	$h_1^2 = 2r$	$h_2^2 = 2R$	$h_1^2 = 2r$	$h_2^2 = 2R$	$h_1^2 = 2r$
Лактации									
I	4014	33,6	35,3	81,3	87,0	37,8	38,7	88,5	88,1
II	3199	36,6	38,6	70,8	75,0	41,2	42,6	80,9	79,4
III	1612	38,1	39,8	76,0	81,1	41,0	41,5	81,3	80,2
Почвы									
глинистые	7107	34,7	36,8	77,5	83,4	39,1	40,3	86,6	85,0
торфяные	678	38,9	41,8	70,9	76,9	44,9	47,0	73,3	79,8
песчаные	1040	38,5	38,2	73,4	72,0	39,3	38,7	77,1	75,8
По всем лактациям	8825	35,5	37,3	76,5	81,6	39,8	40,6	84,4	83,5
По всем почвам	8825	35,5	37,3	76,5	81,6	39,8	40,6	84,4	83,5
По всем материалам	(17650)	35,5	37,3	76,5	81,6	39,8	40,6	84,4	83,5

Результаты, полученные Эль-Шими (табл. 40), отличаются выравненностью и определенностью выводов, что очень редко встречается в работах по наследуемости. Главные факторы проведенного исследования — возраст и почвенные разности — незначительно влияли на наследуемость, что видно из сопоставления соответствующих показателей наследуемости (в процентах):

По лактациям	По почвенным разностям
О б и л ь н о м о л о ч н о с т ь	
$h_1^2 = 2r$. . . 35, 39, 40 и 39, 43, 42	37, 42, 38 и 40, 47, 39
$h_2^2 = 2R$. . . 34, 37, 38 и 38, 41, 41	35, 39, 39 и 39, 44, 39

Жирномолочность

$h_1^2 = 2r$	87, 75, 81 и 88, 79, 80	83, 77, 72 и 85, 80, 76
$h_2^2 = 2R$	81, 71, 96 и 89, 81, 81	78, 71, 73 и 87, 73, 77

Из сопоставления этих же цифр видно, что столь же малое влияние на изменчивость показателей наследуемости оказало различие в показателях: $2r$ или $2R$ — и в способе группировки данных: с разделением по отдельным отцам и без этого разделения. Но зато явно сильное влияние на разнообразие показателей наследуемости оказала природа признаков: для обильномолочности показатели имели величину от 30 до 47%, а для жирномолочности — от 70 до 88%.

Если из всех показателей, приведенных в табл. 32, составить 2 дисперсионных четырехфакторных комплекса с главными признаками: 1) возраст, 2) почвенные разности — и решить их обычным способом, но без определения случайного разнообразия (так как нет повторностей), то получатся количественные показатели степени влияния каждого из изученных факторов на величину показателей наследуемости. Результаты такого анализа, проведенного нами по материалам Эль-Шими, таковы:

Факторы	Влияния отдельных факторов в процентах от их общего влияния	
	комплекс I	комплекс II
Возраст (I, II, III лактации)	2,1	—
Почвенные разности (глинистые, торфяные, песчаные почвы)	—	4,2
Природа признаков (обильномолочность, жирномолочность)	97,2	94,4
Способ определения показателей наследуемости ($2R$, $2r$)	0,5	0,2
Способ группировки данных (с разделением по отдельным отцам и без разделения)	0,0	0,9
Взаимодействия факторов	0,2	0,3
Все организованные факторы	100,0	100,0

Работа Эль-Шими — единственное в мировой литературе конкретное исследование наследуемости, отличающееся обширностью привлеченного материала, тщательностью и глубиной его анализа и определенностью результатов.

Чтобы сделать правильные выводы из этой работы, надо иметь в виду главную особенность примененной в ней методики исследования: Эль-Шими очень тщательно выравнивал влияние всех побочных факторов. Только по этой причине так

определенно и
ды признака
раста, почвен
следуемости
способа групп

Но было
всегда выраж
сти примерно
В обычных
ствуют в пол
действие посл
браковкой пе
вовсе не так
признаков.

Влиянию
работы и дру
обходимо уп
численные п
толкнулся на
снимую зави
наследуемос
связанных с
В своей

определенно и резко выявилось очень сильное значение природы признака и слабое — остальных изученных факторов: возраста, почвенных разностей, способа расчета показателей наследуемости (обычно, наоборот, это имеет большое значение), способа группировки первичного материала.

Но было бы ошибкой считать, что степень наследуемости всегда выражается показателем, равным по обильномолочности примерно 0,35—0,40, а по жирномолочности — около 0,80. В обычных природных и хозяйственных условиях, когда действуют в полную силу и главные и побочные факторы, причем действие последних не уменьшено искусственным подбором и браковкой первичного материала, показатели наследуемости вовсе не так выравнены и не так различны для различных признаков.

Влиянию на наследуемость природы признаков посвящены работы и других исследователей. Из них в первую очередь необходимо упомянуть Фальконера [41], который, изучая многочисленные показатели наследуемости разных признаков, натолкнулся на очень интересную и, казалось бы, трудно объяснимую зависимость. Он подметил, что величина показателя наследуемости становится значительно меньше у признаков, связанных с репродуктивными способностями животных.

В своей книге Фальконер приводит следующие примеры:

	h^2
Крупный рогатый скот	
процент жира в молоке	0,60
обильномолочность	0,30
оплодотворяемость	0,01
Свиньи	
толщина спинного шпига	0,55
длина тела	0,50
вес в 180 дней	0,30
величина помета	0,15
Куры	
вес яйца	0,60
возраст снесения первого яйца	0,50
яйценоскость	0,30
жизненность	0,10
Крысы	
пигментация волоса	0,40
чувствительность к гонадотроп- ному гормону	0,35
возраст наступления половой зрелости	0,15
Мыши	
длина хвоста	0,60
живой вес в 6 недель	0,35
величина помета	0,15
Дрозофила	
число брюшных щетинок	0,50
величина тела	0,40
величина яичников	0,30
яйценоскость	0,20

Эта на первый взгляд непонятная закономерность — чем важнее признак для продолжения вида, тем меньше его наследуемость — никак не объясняется самим Фальконером в его книге, он просто указывает на то, что ему удалось подметить.

Такая же закономерность в показателях наследуемости выявлена и другими авторами. Броун, Дарем, Кобб и Нокс [22] изучали наследуемость плодовитости крупного рогатого скота, измеряя ее величиной межотельного периода (чем он меньше, тем больше плодовитость), на 64 парах дочь—мать коров абердин-ангусской породы, разводимой в хозяйстве Чихуанхуа (Мексика). Показатели наследуемости для плодовитости за разные годы и сезоны года оказались незначительными: $0,00 \div 0,18$. Авторы тоже не пытаются дать объяснения полученным результатам.

Шмидт и Кориат [168] изучали наследуемость плодовитости у различных пород крупного рогатого скота (краснопестрая норвежская, красная датская, низменная чернопестрая, джерсейская, голштинская и синдхи) по литературным данным и по собственным исследованиям на скоте Мекленбурга и Саксонии с проведением 28 диаллельных скрещиваний — всего на нескольких тысячах рождений. Они нашли, что показатель наследуемости плодовитости (межотельного периода) имеет незначительную величину: $0,17 \div 0,18$. На основе таких результатов авторы делают вывод: «Плодовитость лишь в небольшой степени определяется наследственностью».

Рендел [154] исследовал показатели наследуемости многоплодия у четырех пород овец, разводимых в Швеции, на 31 тысяче рождений у овец, занесенных в племенные книги. Величины показателей наследуемости этого признака в его исследовании, так же как и в работах других авторов по крупному рогатому скоту и свиньям, оказались очень незначительными — около 0,1. Рендел делает следующее заключение: «Следовательно, наследственность оказывает сравнительно ограниченное влияние на плодовитость большинства домашних животных».

Выявленные в описанных исследованиях особенности наследуемости признаков, связанных с воспроизводительной способностью животных, совершенно бесспорны, но попытки их объяснения неудачны.

Если получены малые значения показателей наследуемости многоплодия, то это не означает, что само многоплодие по своей природе слабо обусловлено наследственностью. Показатели наследуемости характеризуют наследственную обусловленность разнообразия признаков, а не их самих. Если показатель наследуемости велик — значит наблюдавшееся в опыте

разнообразия
следственно
чит разнообра
ственных вли
обусловлен

Если груп
генотипу и
то так же од
будет и пот
своей природ
наки), будет
наследствен
группе очень
словленности
жаться мал
санных иссл
воспроизводи

Незначит
воспроизводи
низкие показ
дующим обр

Плодовит
приспособле
ния вида. Ес
выбрасывал
мального ур
в том числе
однородност
вается в пон
наков.

Из други
на наследуе
получены не
ви [166a] из
веса молод
щие показат

Оказалось,
слегка пони
В другой
и возраста

разнообразие признака в большей степени обусловлено наследственностью. Если показатель наследуемости мал — значит разнообразие признака слабо зависело в опыте от наследственных влияний, хотя сам признак мог быть наследственно обусловлен в очень сильной степени.

Если группа родителей состоит из особей, одинаковых по генотипу и гомозиготных в отношении изучаемого признака, то так же однообразно (или достаточно сходно) по генотипу будет и потомство от этой группы родителей. Признак, по своей природе наследственно обусловленный (как и все признаки), будет слабо изменяться от особи к особи под влиянием наследственности, так как сама наследственность в данной группе очень однообразна. При обычной наследственной обусловленности самого признака его наследуемость будет выражаться малыми показателями. Это, вероятно, и было в описанных исследованиях наследуемости признаков, связанных с воспроизводительными способностями животных.

Незначительное генотипическое разнообразие особей по их воспроизводительным способностям и, как следствие этого, низкие показатели наследуемости могут быть объяснены следующим образом.

Плодовитость является одним из важнейших биологических приспособлений, обеспечивающих продолжение существования вида. Естественный отбор в течение длительного времени выбрасывал из популяции особей, отклоняющихся от оптимального уровня по развитию всех жизненно важных свойств, в том числе и по плодовитости. Это привело к относительной однородности популяций по плодовитости особей, что и сказывается в пониженных показателях наследуемости таких признаков.

Из других влияний достаточно подробно изучено влияние на наследуемость возраста, причем в разных исследованиях получены неодинаковые результаты и общие выводы. Сальви [166а] изучал влияние возраста на наследуемость живого веса молодняка крупного рогатого скота и получил следующие показатели:

		Для полу- годови- ков	Для годови- ков
$h_1^2 = 2r_{д/м}, \%$	33	28
$h_2^2 = 2R_{д/м}, \%$	46	42

Оказалось, что оба показателя наследуемости с возрастом слегка понижаются.

В другой работе Сальви [166б] исследовал влияние пола и возраста на наследуемость живого веса у молодняка круп-

ного рогатого скота, разводимого в хозяйствах Кьянской долины в Средней Италии:

	Вес (кг) в возрасте	
	6 мес.	12 мес.
Бычки . . .	53	71
Телки . . .	65	58

Большее значение показателя наследуемости у шестимесячных телок автор объясняет большей продолжительностью для них подсосного периода и, следовательно, большим влиянием на них материнского организма; повышение наследуемости у двенадцатимесячных бычков — усилением деятельности половых желез, а снижение наследуемости у двенадцатимесячных телок — большим влиянием на них после окончания подсосного периода факторов среды.

Трудно принять такие объяснения. Различие полученных показателей ($0,5 \div 0,7$) находится в пределах обычной изменчивости показателей наследуемости.

Блэкмор, Мак-Гилларт и Лаш [15], изучая зависимость наследуемости промеров и живого веса от возраста на 334 телках и их матерях голштинской породы крупного рогатого скота, разводимой в хозяйстве Айовской опытной станции (США), получили следующие результаты:

Признаки	при рождении	Показатели наследуемости в возрасте		
		6 мес.	1 года	2 лет
Высота в холке . . .	—	0,34	0,44	0,86
Длина туловища . . .	—	0,17	0,19	0,63
Обхват груди . . .	—	0,18	0,28	0,55
Глубина груди . . .	—	0,24	0,34	0,79
Живой вес	0,56	0,14	0,21	0,53

Получилось явное увеличение степени наследуемости по мере увеличения возраста.

Для живого веса закономерность более сложна. Наивысшее значение показателя наследуемости живого веса наблюдалось при рождении. В возрасте 6 месяцев показатель наследуемости резко падает. Это происходит, вероятно, в связи с прекращением подкормки цельным молоком и обратом, которая уравнивала индивидуальные различия в период первых шести месяцев жизни теленка. Затем по мере роста животных и содержания их не только в стойлах, но и на пастбище начинают проявляться различия в индивидуальных способностях,

что и повыша
так и промер
Гудман и
станции (СШ
разных факто
взрослые) не
чился с 43 до
тройного скре
цы—самки)

Работ, пос
относительно
линса [189] о
признаков мя
ны два стада
вое стадо пр
жмыхом, вто
Авторами бы
ных методах
нением удва

Вагнон и
результаты,
мере увелич
Объяснить э
различий жи
траву.

Из работ
дующие.

Граверт
ва и процен
высоты моло
в потомстве

что и повышает показатели наследуемости как живого веса, так и промеров.

Гудман и Годфрей [54], изучая на Оклахомской опытной станции (США) влияние на наследуемость живого веса кур разных факторов, нашли, что влияние возраста (9 недель, взрослые) незначительно: показатель наследуемости увеличился с 43 до 47%; влияние породы (сравнивались помеси тройного скрещивания с гемпширской породой) и пола (самцы—самки) тоже невелико.

Работ, посвященных влиянию на наследуемость кормления, относительно мало. Интересно исследование Вагнона и Роллинса [189] о влиянии кормления на наследуемость различных признаков мясности у мясных нагульных телок. Были отобраны два стада, в основном потомки одних и тех же отцов. Первое стадо при пастбищном содержании получало подкормку жмыхом, второе в тех же условиях подкормки не получало. Авторами были получены следующие результаты при обычных методах расчета показателей наследуемости — с применением удваивания корреляций:

	Наследуемость в стаде, %	
	без подкормки	с подкормкой
Вес при отъеме	0,57	0,42
Средний суточный привес	0,03	0,27
Вес в 20 месяцев	—0,19	0,44

Ваггон и Роллинс не пытаются объяснить полученные результаты, хотя уменьшение показателя наследуемости по мере увеличения периода нагула в первом стаде очевидно. Объяснить это, по-видимому, можно возрастающим влиянием различий животных в способности использовать пастбищную траву.

Из работ, посвященных другим влияниям, интересны следующие.

Граверт [55], изучая зависимость наследуемости количества и процента молочного жира в удоях остфризского скота от высоты молочной продуктивности на 3042 парах дочь — мать в потомстве 83 отцов, получил следующие результаты:

Продуктивность	$h_1^2 = 2r$ $h_2^2 = 2R$	
Высокая	0,25	0,28
Средняя	0,19	0,26
Низкая	0,22	0,12

Несколько повышенную наследуемость продукции жира у высокомолочных групп можно, по-видимому, объяснить улучшением условий кормления и содержания, при котором имеется большая возможность проявления способностей жиroadразования.

Остергоф [137] получил следующие результаты в отношении зависимости наследуемости толщины спинного сала у свиней от их убойного веса:

Убойный вес, кг	h^2
88	0,22
98	0,03

Резкое понижение наследуемости толщины шпига при повышении убойного веса свиней вызвано, очевидно, сглаживанием наследственных различий в процессе интенсивного откорма.

Блоу, Стьюарт и Глэзенер [17] проводили исследование на опытной станции Северной Каролины. Яйценоскость бронзовых индеек (всего 2169) анализировалась по записям за 8 лет. За показатель наследуемости бралось отношение генотипической вариации к фенотипической. Получена следующая зависимость яйценоскости бронзовых индеек от продолжительности учетного периода:

	Число яиц, снесенных	
	за пер- вые 30 дней	за пер- вые 100 дней
σ^2_γ — генетическая варианса	1,30	38,82
σ^2_ϕ — фенотипиче- ская варианса	21,13	285,67
$h^2 = \sigma^2_\gamma / \sigma^2_\phi$ — показатель наследуемости	0,06	0,14

Эти результаты говорят в пользу 100-дневного учета яйценоскости (считая от дня снесения первого яйца).

Кинг и Хендерсон [90] нашли явную зависимость показателей наследуемости индекса яйцекладки у кур (функция числа яиц, снесенных к определенному сроку, и выживаемости кур) от сроков яйцекладки.

Мак-Брайд [112] обнаружил влияние на показатель наследуемости живого веса цыплят породы австралоп метода измерения этого признака:

При уточн
тели наследу
Несмотря
ментов и набл
исследователе
нию многих ф
нить достаточ
И только оди
Шведский
менчивости и
крупного рога
дней лактаци
должительнос
ключению, чт
животного пр
кормления и
ние, что варь
разие при усл
ющих его на
Трудно со
Вероятно, Ио
дать достаточ
содержания и
ных хозяйств
всегда выявл
признаков, но
следуемости с
ная (в отнош
дать до пров
Института
лась зависимо
условий жизн

	h^2 , %	
	для петуш- ков	для курочек
Взвешивание на менее точных весах (точность 14 г)		
вес по однократному оп- ределению	88	75
средний вес за два смеж- ных дня	92	81
Взвешивание на более точных весах (точность 1 г)		
вес по однократному оп- ределению	90	73
средний вес за два смеж- ных дня	94	82

При уточнении значения определенного признака показатели наследуемости несколько повышаются.

Несмотря на очень противоречивые результаты экспериментов и наблюдений, подавляющее большинство зарубежных исследователей считает, что наследуемость подвержена влиянию многих факторов, хотя до сих пор еще не удалось выявить достаточно точные закономерности в этом отношении. И только один исследователь утверждает противоположное.

Шведский ученый Иоганссон [76] на основе изучения изменчивости и разнообразия разных признаков у шведского крупного рогатого скота (количество молочного жира за 300 дней лактации, содержание жира в молоке в процентах, продолжительность сухостоя, межотельный период) пришел к заключению, что в худших условиях индивидуальные различия животного проявляются не хуже, чем в оптимальных условиях кормления и содержания. Он оспаривает общепринятое мнение, что варьирующий признак лучше проявляет свое разнообразие при условиях кормления и содержания, благоприятствующих его наиболее полному проявлению.

Трудно согласиться с таким категорическим утверждением. Вероятно, Иоганссон в пределах своей страны не мог наблюдать достаточно сильных различий в условиях кормления и содержания крупного рогатого скота, разводимого в племенных хозяйствах. При более обширном ареале исследований всегда выявляется зависимость не только общего развития признаков, но также и их изменчивости, разнообразия и наследуемости от условий жизни, правда, не всегда такая сильная (в отношении наследуемости), как можно было бы ожидать до проведения точных исследований.

Институтом цитологии и генетики СО АН СССР исследовалась зависимость наследуемости и ее разных показателей от условий жизни и других факторов. В алтайском колхозе

«Страна Советов» изучалась наследуемость настрига шерсти и живого веса овец алтайской тонкорунной породы в различных условиях кормления. Чтобы условия жизни были различными, привлекались материалы за разные годы, достаточно отличающиеся по кормовым рационам, или группам экспериментальных животных назначались рационы, значительно отличающиеся по общему уровню питательности и содержанию белка.

Для измерения степени наследуемости в разных условиях жизни применялись первый, второй, а затем третий (по матерям) и четвертый (по отцам) показатели наследуемости.

В одном опыте изучались показатели наследуемости настрига шерсти, полученные в потомстве отдельных производителей в худших — за 1956 г., в средних — за 1957 г. и в лучших — за 1959 г. условиях:

Отцы	Третий показатель наследуемости (по матерям, %)		
	за 1956 г. (худшие условия)	за 1957 г. (сред- ние ус- ловия)	за 1959 г. (луч- шие ус- ловия)
№ 287	36	42	—
№ 276	56	73	—
№ 257	—	37	16
№ 267	—	59	48
№ 211	—	57	19

Эти результаты могут быть объяснены, по-видимому, существованием некоторого оптимума условий жизни, при котором полностью проявляется наследуемость данного признака у изучаемой группы животных. Отклонение условий от этого оптимума (1957 г.) как в худшую (1956 г.), так и в лучшую (1959 г.) стороны приводит к уменьшению показателей наследуемости, так как сжимает разнообразие такого признака, как настриг шерсти. В худших условиях лучшие животные не могут проявить своих способностей, а в лучших условиях стирается различие между отдельными овцами и валухами по способности присваивать себе корм в ущерб другим, менее активным животным.

При сжатом разнообразии признака показатель наследуемости, отражая это сжатие, становится меньше своего значения, полученного в оптимальных для наследуемости данного признака условиях.

Для более глубокого выявления зависимости наследуемости от условий кормления в том же колхозе «Страна Советов» сотрудники института Г. А. Стакан и А. А. Соскин совместно

с зоотехником-бон
экспериментальное
кормления на нас
овца [36].
Эксперимент
каждой, причем
были отобраны д
тех же отцов. В
жалось, начиная
для каждого жи
стриг шерсти (в
ВНИОК) и жив
Контрольная
ления (опытная
подкормки жмы

Различия в
вершено опре
шихся призна
мой кормили
оказались зна
группой.
По показат
и на первый

с зоотехником-бонитером колхоза Ф. Я. Вовченко провели экспериментальное исследование влияния разных уровней кормления на наследуемость настрига шерсти и живого веса овец [36].

Эксперимент проведен на двух группах овец по 37 ярок в каждой, причем как в опытную, так и контрольную группы были отобраны дочери маток только 1-го класса от одних и тех же отцов. Выращивание ярок на разном уровне продолжалось, начиная с 3-месячного возраста до 15 месяцев, когда для каждого животного были определены два признака: настриг шерсти (в чистом волокне, определяемом по методике ВНИОК) и живой вес.

Контрольная и опытная группы имели такие уровни кормления (опытная получала больше кормовых единиц за счет подкормки жмыхом):

	Группы	
	конт- рольная	опыт- ная
Летнее кормление		
кормовых единиц	850	950
белка, г	78	106
Зимнее кормление		
кормовых единиц	910	1110
белка, г	113	182

Различия в кормлении контрольной и опытной групп совершенно определенно сказались на развитии обоих изучавшихся признаков. В опытной группе, которую и летом и зимой кормили более обильно, и настриг шерсти и живой вес оказались значительно выше по сравнению с контрольной группой.

По показателям наследуемости получились несколько иные и на первый взгляд неожиданные результаты:

	Конт- рольная группа	Опытная группа
Средняя величина признака у 15-месячных ярок, кг		
настриг шерсти	2,7	3,6 (+33%)
живой вес	36	53 (+47%)
Четвертый показатель наследуемости (по отцам), %		
настриг шерсти	19,4	19,8
живой вес	5,4	15,01

структуры на наследуемость живого веса и настрига шерсти таково:

	Третий показатель наследуемости (по матерям), %	
	настриг шерсти	живой вес
Потомство линии 6404 .	8	12
» » 350 .	21	28
Потомство межлинейного скрещивания (6404×70) .	6	9
Помеси алтайской и кавказской пород .	9	46
Однополые двойни — полные сестры .	18	14
По всему стаду .	6	6

Показатели наследуемости по обоим признакам в потомстве линии 350 оказались значительно выше, чем в потомстве линии 6404, что объясняется бóльшим генетическим разнообразием, меньшей подобранностью овец линии 350. Как и следовало ожидать, в первом поколении, происшедшем от скрещивания представителей двух разных линий, показатели наследуемости оказались незначительными вследствие генетического однообразия межлинейных помесей.

В группе межпородных помесей ясно наметилось различие изучаемых признаков по показателю наследуемости. Наследуемость настрига шерсти у межпородных помесей незначительна, что объясняется генетической однородностью их в отношении этого признака. Но по живому весу аналогичный показатель оказался наибольшим — 46%. Вероятно, скрещиваемые породы были отселекционированы гораздо больше по настригу шерсти, чем по живому весу, и обычное единообразие первого генетического поколения сказалось только в отношении настрига шерсти.

Можно предположить большую гетерозиготность тех животных алтайской или кавказской пород или их обоих, от скрещивания которых получены изученные межпородные помеси. При этом условии помеси по живому весу должны иметь повышенное разнообразие, что и отразилось в значительном показателе наследуемости.

Однополые двойни показали незначительную наследуемость обоих признаков, что объясняется их генетической однородностью.

По мере углубления исследований наследуемости различных признаков в племенных группах разного состава и в различных условиях в работах Института цитологии и генетики СО АН СССР все больше выявлялось значение генотипическо-

то и паратипического разнообразия как факторов, определяющих величину показателей наследуемости.

Для выяснения основных закономерностей таких влияний сотрудниками института Н. А. Плохинским, З. С. Никоро, В. Б. Сутягиной, З. М. Гужвенко, Н. Ф. Решетниковой, Л. А. Васильевой и З. К. Чураковой было проведено исследование действия главных факторов, определяющих величину различных показателей наследуемости, на генетико-математических моделях. Каждая модель имитировала структуру потомства трех отцов и трех матерей при полиаллельных скрещиваниях каждого отца с каждой матерью; от каждой пары родителей имелось 27 детей, а всего во всей модели было $3 \times 3 \times 27 = 243$ потомка. Модели были построены так, чтобы возможно было видеть действие каждого влияния в отдельности и в совокупности с другими влияниями.

В моделях различные влияния действовали на следующие семь показателей наследуемости:

показатели первой категории

первый $h_1^2 = 2r_s$ — по отцам и $h_1^2 = 2r_d$ — по матерям,

второй $h_2^2 = 2R_s$ — по отцам и $h_2^2 = 2R_d$ — по матерям,

показатели второй категории

шестой $h_6^2 = C_s/C_y$ — по отцам,

седьмой $h_7^2 = C_d/C_y$ — по матерям,

девятый $h_9^2 = C_x/C_y$ — по обоим родителям.

Восьмой показатель (по взаимодействиям) в моделях всегда был равен нулю — так были составлены модели для упрощения вычислений и для более яркой иллюстрации отцовских и материнских влияний на показатели наследуемости.

На моделях изучалось влияние разнообразия следующих факторов.

1. Генетический уровень каждого отца и каждой матери — примерно то, что в американской литературе обозначается термином *breeding value*. В буквальном переводе это означает «разведенческое значение», т. е. значение для разведения, селекционное значение особи по данному признаку. Генетический уровень особи по данному признаку соответствует средней величине этого признака в генеральной совокупности особей, идентичных по генотипу, при сбалансированном разнообразии влияния условий жизни (сумма положительных влияний равна сумме отрицательных). Величина генетического уровня может быть выражена формулой

$$G = \alpha + \sum \beta_i,$$

где α — некоторый начальный уровень признака;

β_i — влияние
личестве

Например, ес
хромосомах особ
в одном есть одна
том локусе обе ал
нетический урове

При аддитивн
уровень особи оп
шающих аллелей

где k — число алл
ния при
Например, есл
ствующей большо
уровень особей ра
личину:

aa

Aabb

Aabb

AAbb

aabb

Aabb

и

AAV

AaV

В практическо
жет быть с доста
селекционному ин
средней величине
на признака у дру

β_i — влияние каждой аллели, повышающей величину количественного признака.

Например, если начальное значение признака равно 5 и в хромосомах особи имеются два повышающих локуса, причем в одном есть одна аллель, повышающая признак на 2, а в другом локусе обе аллели повышают признак каждая на 1, то генетический уровень этой особи

$$G = 5 + 2 + 1 + 1 = 9.$$

При аддитивности наследственных влияний генетический уровень особи определяется наиболее просто по числу повышающих аллелей

$$G = \alpha + k\beta,$$

где k — число аллелей, определяющих возможность повышения признака на одну ступень.

Например, если повышающую аллель обозначать соответствующей большой буквой, то при $\alpha = 5$ и $\beta = 1$ генетический уровень особей разного генотипа будет иметь следующую величину:

$$\begin{array}{ll} aabbccdde \dots & G_0 = 5 + 0 \cdot 1 = 5, \\ \left. \begin{array}{l} Aabbccdde \dots \\ AabbCcdde \dots \end{array} \right\} & G_1 = 5 + 1 \cdot 1 = 6, \\ \left. \begin{array}{l} AAbbccdde \dots \\ aabbccddEE \dots \\ AabbccDde \dots \\ \text{и т. д.} \end{array} \right\} & G_2 = 5 + 2 \cdot 1 = 7, \\ \left. \begin{array}{l} AABbccdde \dots \\ AaBbCcdde \dots \\ \text{и т. д.} \end{array} \right\} & G_3 = 5 + 3 \cdot 1 = 8. \end{array}$$

В практической селекции генетический уровень особи может быть с достаточным приближением приравнен простому селекционному индексу производителей, равному удвоенной средней величине признака у потомков минус средняя величина признака у других родителей этого потомства.

В описываемой модели были организованы следующие четыре степени разнообразия генетического уровня для отцов и матерей:

	Три отца	Три матери
Нулевое разнообразие	5—5—5	4—4—4
Слабое »	5—5—6	4—4—5
Среднее »	4—5—6	3—4—5
Сильное »	2—5—8	1—4—7

2. Гетерозиготность каждого отца и каждой матери действовала в модели как фактор, создающий дополнительное разнообразие потомков от одного родителя. Каждый родитель вследствие гетерозиготности передает своим детям различные генетические информации, каждая из которых имеет свой генетический уровень. При построении модели за уровень генетической информации в стадии гамет принимался уровень соответствующих гомозиготных особей. Например, если генетическая формула гаметы, переданной родителем своему потомку, AbC , то уровнем этой информации считался генетический уровень особи: $AAbbCC$. Такие уровни генетической информации, идущей от отца и от матери, и формировали генетические уровни потомков пятью способами, описанными ниже.

Чем разнообразнее эти уровни информации, идущей от одного родителя, тем он более гетерозиготен, т. е. тем в большем числе локусов его хромосом имеются аллели, неодинаковые в отношении данного признака. В селекционной работе степень гетерозиготности разных производителей можно сопоставить или по разнообразию их индивидуальных селекционных индексов $B = 2D - M$ (по каждой дочери и ее матери), или по отношению разнообразий его дочерей и их матерей, особенно при полиаллельных скрещиваниях.

В описываемой модели были организованы три степени гетерозиготности трех отцов и трех матерей. Степень гетерозиготности определялась величиной отклонений от генетического уровня родителя трех его информаций:

Степени гетерозиготности	Отклонения трех уровней информации, идущей от каждого отца и от каждой матери		
Нулевая	0	0	0
Средняя	-1	0	+1
Сильная	-2	0	+2

3. Формирование генетических уровней детей на основе генетических информаций, идущих от каждого из отцов (О) и от каждой из матерей (М), было организовано в модели следующими пятью способами:

без домини
 $F = \frac{M+O}{2}$;

при домини
минировании) по
а) доминирует

б) доминирует

при домини
а) доминирует

б) доминирует

4. Влияние усл
ной сбалансирова
тического уровня.
представлено в

По а
ну
ср
си
По н
сл
си

Степень разно
измерялась основ
центральных отк
Модель строи
квадратов значе
стей — из межгру
 $C_x + C_z = C_y$
За показател
тый) принимало
к общей сумме
Показатели н
им родителям с
ших средних ква
главе, такое раз
и
Зака

без доминирования. Образование среднего уровня

$$F = \frac{M + O}{2};$$

при доминировании (неполном, полном и сверхдоминировании) по аддитивной схеме:

а) доминирует повышенное значение признака

$$F = \frac{M + O}{2} + 2,$$

б) доминирует пониженное значение признака

$$F = \frac{M + O}{2} - 2;$$

при доминировании по неаддитивной схеме:

а) доминирует генетическая информация отца

$$F = \frac{M + 3O}{4},$$

б) доминирует генетическая информация матери

$$F = \frac{3M + O}{4}.$$

4. Влияние условий жизни выражалось в модели величины сбалансированных отклонений фенотипа детей от их генетического уровня. Это разнообразие паратипических влияний представлено в модели пятью степенями:

По аддитивной схеме	0	0	0
нулевое разнообразие	-1	0	+1
среднее »	-2	0	+2
сильное »			
По неаддитивной схеме	0,9	1,0	1,1
слабое разнообразие	0,7	1,0	1,3
сильное »			

Степень разнообразия градаций каждого фактора в модели измерялась основной абсолютной мерой — суммой квадратов центральных отклонений (суммой квадратов): $C = \sum D^2$.

Модель строилась так, что общая фенотипическая сумма квадратов значений признака состояла из двух основных частей — из межгрупповой и внутригрупповой суммы квадратов: $C_x + C_z = C_y$.

За показатель наследуемости по обоим родителям (девятый) принималось отношение межгрупповой суммы квадратов к общей сумме квадратов: $h_g^2 = C_x / C_y$.

Показатели наследуемости по отцам, по матерям и по обоим родителям определялись без разложения соответствующих средних квадратов. Как подробно описано в предыдущей главе, такое разложение применяется некоторыми исследова-

Анализ одного из комплексов генетико-математической модели

Таблица 41

Анализ одного из комплексов генетико-математической модели

Таблица 4

Формирование признака у детей											Наследственные влияния и связи															
разнообразие генетических уровней матерей	O ₁ = 4			O ₂ = 5			O ₃ = 6			классы	O ₁			O ₂			O ₃			O ₁	O ₂	O ₃	M ₁	M ₂	M ₃	
	3	4	5	4	5	6	5	6	7		M ₁	M ₂	M ₃	M ₁	M ₂	M ₃	M ₁	M ₂	M ₃							
M ₃ = 5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	6,5	7	7,5	7,5															
	6	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	7,0								1			1			1	
	6	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	6,5				1		1	2		1	3		1		3	
	5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	6,0		1	2	1	2	1	2	4	1	3	7	1	3	7	
	5	4	4,5	5,0	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	1	2	4	2	4	4	4	4	3	7	10	3	7	10	
	5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	5,0	2	4	4	4	4	4	4	5	7	10	13	7	10	13	
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	4,5	4	4	5	4	5	4	5	4	10	13	13	10	13	13	
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	4,0	4	5	4	5	4	5	4	4	13	13	13	13	13	13	
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	3,5	5	4	4	4	2	4	2		13	13	10	13	13	10	
M ₂ = 4	5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	3,0	4	4	2	4	2	1	2	1	1	10	7	3	10	7	3
	5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6	2,5	4	2	1	2	1				7	3	1	7	3	1	
	5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	2,0	2	1		1					3	1		3	1		
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	1,5	1								1						
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	n	27	27	27	27	27	27	27	27	81	81	81	81	81	81	
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5																

*11

M ₁ = 3	3	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6
	3	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5
	3	2	2,5	3	2,5	3	3,5	3	3,5	4
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5
	3	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6
	3	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5
	3	2	2,5	3	2,5	3	3,5	3	3,5	4
	2	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5
	2	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5
	2	1,5	2	2,5	2	2,5	3	2,5	3	3,5

$N = 243$; $\Sigma V = 1093,5$; $\Sigma V^2 = 5244,75$; $H = 4920,75$
 $\Sigma h_0 = 4961,25$; $\Sigma h_m = 4961,25$;
 $\Sigma h_x = 5001,75$

	O	M	OM	x	z	y
C	40,5	40,5	0	81,0	243,0	324,0
η^2	0,125	0,125	0	0,25	0,75	1,00

$r = +0,35$	$h_6^2 = 0,125$
$R = 0,50$	$h_7^2 = 0,125$
$h_1^2 = 0,70$	$h_8^2 = 0$
$h_2^2 = 1,00$	$h_9^2 = 0,250$

Примечание. Разнообразие генетических уровней отцов 4, 5, 6, матерей — 3, 4, 5; гетерозиготность отцов и матерей — 1, 0, 1; формирование генетических уровней детей $F = \frac{M+O}{2}$; разнообразие условий жизни — 1, 0, 1.

Таблица 41

Анализ одного из комплексов генетико-математической модели

Формирование признака у детей											Наследственные влияния и связи															
разнообразие генетических уровней мате- рей	O ₁ = 4			O ₂ = 5			O ₃ = 6			клас- сы	O ₁			O ₂			O ₃			O ₁	O ₂	O ₃	M ₁	M ₂	M ₃	
	3	4	5	4	5	6	5	6	7		M ₁	M ₂	M ₃	M ₁	M ₂	M ₃	M ₁	M ₂	M ₃							
M ₃ = 5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	6,5	7	7,5	7,5							1			1				1	
	6	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	7,0					1		1	2		1	3		1	3	
	6	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	6,5			1		1	2	1	2	4	1	3	7	1	3	7
	5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	6,0		1	2	1	2	4	2	4	4	3	7	10	3	7	10
	5	4	4,5	5,0	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	1	2	4	2	4	4	4	4	5	7	10	13	7	10	13
	5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	5,0	2	4	4	4	4	5	4	5	4	10	13	13	10	13	13
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	4,5	4	4	5	4	5	4	5	4	4	13	13	13	13	13	13
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	4,0	4	5	4	5	4	4	4	4	2	13	13	10	13	13	10
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	3,5	5	4	4	4	4	2	4	2		13	10	7	13	10	7
M ₂ = 4	5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	6	6,5	7	3,0	4	4	2	4	2	1	2	1	1	10	7	3	10	7	3
	5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6	2,5	4	2	1	2	1		1		7	3	1	7	3	1	
	5	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	2,0	2	1		1					3	1		3	1		
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5	1,5	1								1			1			
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5	n	27	27	27	27	27	27	27	27	81	81	81	81	81	81	
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5																

$\begin{array}{|c|c|c|c|c|c|c|c|c|c|} \hline 3 & 4 & 4,5 & 5 & 4,5 & 5 & 5,5 & 5 & 5,5 & 6 \\ \hline 2 & 3 & 3,5 & 4 & 3,5 & 4 & 4,5 & 4 & 4,5 & 5 \\ \hline \end{array}$

$N = 243; \quad \Sigma V = 1093,5; \quad \Sigma V^2 = 5244,75; \quad H = 4920,75$

$M_1 = 3$	3	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6
	3	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5
	3	2	2,5	3	2,5	3	3,5	3	3,5	4
	4	4,5	5	5,5	5	5,5	6	5,5	6	6,5
	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5
	4	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5
	3	4	4,5	5	4,5	5	5,5	5	5,5	6
	3	3	3,5	4	3,5	4	4,5	4	4,5	5
	3	2	2,5	3	2,5	3	3,5	3	3,5	4
	2	3,5	4	4,5	4	4,5	5	4,5	5	5,5
	2	2,5	3	3,5	3	3,5	4	3,5	4	4,5
	2	1,5	2	2,5	2	2,5	3	2,5	3	3,5

$$N = 243; \quad \Sigma V = 1093,5; \quad \Sigma V^2 = 5244,75; \quad H = 4920,75$$

$$\Sigma h_0 = 4961,25; \quad \Sigma h_M = 4961,25;$$

$$\Sigma h_x = 5001,75$$

	O	M	OM	x	z	y
C	40,5	40,5	0	81,0	243,0	324,0
η^2	0,125	0,125	0	0,25	0,75	1,00

$r = +0,35$	$h_6^2 = 0,125$
$R = 0,50$	$h_7^2 = 0,125$
$h_1^2 = 0,70$	$h_8^2 = 0$
$h_2^2 = 1,00$	$h_9^2 = 0,250$

Примечание. Разнообразие генетических уровней отцов 4, 5, 6, матерей — 3, 4, 5; гетерозиготность отцов и матерей — 1, 0, 1; формирование генетических уровней детей $F = \frac{M+O}{2}$; разнообразие условий жизни — 1, 0, 1.

телями без достаточных обоснований и очень часто дает бессмысленные и совершенно бесполезные результаты. По этим причинам разложение среднего квадрата не применялось вообще во всех работах лаборатории, и в частности в исследованиях генетико-математических моделей.

Описываемая модель имитировала такое построение дисперсионных комплексов, при котором в качестве градаций факторов принимаются отдельные отцы и отдельные матери. При этом различие между отцами или между матерями сводится к различию только генетических уровней между родителями одного пола. Вследствие этого в межгрупповую часть разнообразия признака, отражающую генетические различия отцов или матерей, не включается разнообразие, вызванное их гетерозиготностью, а также влияние степени доминирования признака в данной генной среде и в данных условиях жизни. Оба эти фактора учитываются как элементы внутригруппового разнообразия. Поэтому полученные показатели наследуемости по своей величине близки к таким, которые основываются на аддитивной части генетической вариации.

Определение показателей наследуемости проводилось по каждой комбинации факторов, исключая такие комбинации, в которых суммарное действие всех факторов очевидно и без расчетов. Для каждой комбинации факторов составлялся полный двухфакторный дисперсионный комплекс, отражающий триаллельное скрещивание трех отцов с тремя матерями с получением от каждой пары родителей 27 потомков при различном разнообразии генетических уровней родителей, разной их гетерозиготности, разных способах формирования генетических уровней детей и различных условиях жизни.

Всего проанализировано 96 комплексов, один см. в табл. 41.

Коэффициенты корреляции и регрессии рассчитывались обычным способом по корреляционным решеткам (табл. 41), доли влияний отцов, матерей и обоих родителей — по соответствующим компонентам разложения фенотипической вариации, т. е. по отношению частных сумм квадратов к общей сумме. Эти компоненты показаны на примере четырех различных комплексов (см. табл. 42).

Общая фенотипическая вариация разлагалась на такие компоненты (см. табл. 42), при которых возможно определить показатели наследуемости по Лернеру (и в узком и в широком смысле) или по Фальконеру (показатели и наследуемости, и наследственной обусловленности). В первом случае надо взять сумму квадратов только из межгрупповой части компонентов, во втором случае к этой сумме квадратов надо еще прибавить суммы квадратов по гетерозиготности (половину для каждого родителя) и по доминированию, как это показано в табл. 42.

Компоненты общ...

Разнообразие

Межгрупповое
по отцам
по матерям
по обоим ро-
дителям
Внутригруппо-
вое, вызванное
гетерозигот-
ностью
доминирован-
ием
условиями жи-
зни
всего
Общее фенотипи-
ческое

В узком смысле
по отцам
по матерям
по обоим
родителям
В широком смысле
по отцам
по матерям
по обоим ро-
дителям

Примеч
2, 5, 8, матер
-2 0 +2.

Для выя
различных
казатели, р
(по отцам,
Показате
ведены в та

Компоненты общей вариации (или общей суммы квадратов) в некоторых комплексах генетико-математической модели

Таблица 42

математической модели

Разнообразие	Без доминирования $F = \frac{M + O}{2}$				Неполное доминирование $F = \frac{M + 3O}{4}$			
	Разнообразие условий жизни							
	среднее -1 0 +1		сильное -2 0 +2		сильное			
					аддитивное -2 0 +2		не аддитивное 0,7 -1,0 -1,3	
	C	η^2	C	η^2	C	η^2	C	η^2
Межгрупповое								
по отцам . . .	364,5	30	364,5	21	820	42	820	47
по матерям . .	364,5	30	364,5	21	91	5	91	5
по обоим ро- дителям . . .	729	60	729	42	911	47	911	52
Внутригруппо- вое, вызванное								
гетерозигот- ностью . . .	324	27	324	20	324	17	324	19
доминировани- ем	—	—	—	—	80	4	80	5
условиями жиз- ни	162	13	648	38	648	32	416	24
всего	486	40	972	58	1052	53	820	48
Общее фенотипи- ческое	1215	100	1701	100	1963	100	1731	100

Показатели наследуемости, %

В узком смысле				
по отцам . . .	30	21	42	47
по матерям . .	30	21	5	5
по обоим родителям .	60	42	47	52
В широком смысле				
по отцам . . .	43,5	31	52,5	59
по матерям . .	43,5	31	15,5	17
по обоим родителям .	87	62	68	76

Примечание. Разнообразие генетических уровней сильное: отцов 2, 5, 8, матерей 1, 4, 7; гетерозиготность обоих родителей сильная: -2 0 +2.

Для выяснения зависимости показателей наследуемости от различных факторов в настоящей работе использовались показатели, равные отношению сумм квадратов межгрупповой (по отцам, по матерям и по обоим родителям) к общей.

Показатели наследуемости для некоторых комплексов приведены в табл. 43 и 44.

Таблица 43

Показатели наследуемости по некоторым комплексам генетико-математической модели при аддитивности влияний $\left(F = \frac{M + O}{2}\right)$

Разнообразие			Показатели наследуемости (без удваивания показателей связи и влияний)							
генетических уровней	гетерозиготности	условий жизни	I категории				II категории (попараллельные скрещивания)			
			первый $h_1^2/2 = r$		второй $h_2^2/2 = R$					
			по отцам	по матерям	по отцам	по матерям	6-й (по отцам)	7-й (по матерям)	9-й (по обоим родителям)	
Нулевое 5-5-5 4-4-4	Среднее (-1 0 +1)	-1 0 +1 -2 0 +2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	
	Сильное (-2 0 +2)	-1 0 +1 -2 0 +2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	
Слабое 5-5-6 4-4-5	Среднее (-1 0 +1)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,22 0,13	0,22 0,13	0,5 0,5	0,5 0,5	0,05 0,02	0,05 0,02	0,10 0,04	
	Сильное (-2 0 +2)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,16 0,12	0,16 0,12	0,5 0,5	0,5 0,5	0,03 0,01	0,03 0,01	0,05 0,03	
Среднее 4-5-6 3-4-5	Среднее (-1 0 +1)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,35 0,22	0,35 0,22	0,5 0,5	0,5 0,5	0,13 0,05	0,13 0,05	0,25 0,10	
	Сильное (-2 0 +2)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,27 0,20	0,27 0,20	0,5 0,5	0,5 0,5	0,07 0,04	0,07 0,04	0,14 0,08	
Сильное 2-5-8 1-4-7	Среднее (-1 0 +1)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,61 0,50	0,61 0,50	0,5 0,5	0,5 0,5	0,37 0,25	0,38 0,25	0,75 0,50	
	Сильное (-2 0 +2)	-1 0 +1 -2 0 +2	0,55 0,46	0,55 0,46	0,5 0,5	0,5 0,5	0,39 0,21	0,30 0,21	0,60 0,43	

Результаты подобных сопоставлений во всех изученных комплексах модели позволили выделить влияния, определяющие большую или меньшую величину показателей наследуемости.

Прежде всего, ясно определилось лимитирующее значение генетического разнообразия родителей. Во всех комплексах, где родители не различались по своему генетическому уровню (отцы 5, 5, 5, матери 4, 4, 4), все показатели наследуемости были равны нулю (см. табл. 43 и 44).

Все другие различия, в том числе и различная степень разнообразия условий жизни, не изменяли нулевых значений всех

Таблица 44

Показатели наследуемости по некоторым комплексам генетико-математической модели при нарушении аддитивной схемы влияний доминированием и неаддитивным балансированием влияний

Разнообразие				Показатели наследуемости (без удвоения показателей связи и влияния)						
генетических уровней	гетерозиготности	доминирования	условий жизни	I категории				II категории (поллиальные скрещивания)		
				первый $h_1^2/2 = r$		второй $h_2^2/2 = R$				
				по отцам	по матерям	по отцам	по матерям	6-й (по отцам)	7-й (по матерям)	9-й (по обоим родителям)
Нулевое 5-5-5 4-4-4	0	$\frac{M+3O}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
		$\frac{3M+O}{4}$	0	0	0	0	0	0	0	0
	-1 0 +1	$\frac{M+3O}{4}$	-1 0 +1	0	0	0	0	0	0	0
	-2 0 +2	$\frac{M+3O}{4}$	$\begin{matrix} -2 0 +2 \\ 0,7 \ 1,0 \\ 1,3 \end{matrix}$	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Среднее 4-5-6 3-4-5	0	$\frac{M+3O}{4}$	0	0,95	0,32	0,75	0,25	0,90	0,10	1,00
		$\frac{3M+O}{4}$	0	0,32	0,95	0,25	0,75	0,10	0,90	1,00
	-1 0 +1	$\frac{M+3O}{4}$	-1 0 +1	0,50	0,17	0,75	0,25	0,25	0,03	0,28
	-2 0 +2	$\frac{M+3O}{4}$	$\begin{matrix} -2 0 +2 \\ 0,7 \ 1,0 \\ 1,3 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,30 \\ 0,33 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,10 \\ 0,10 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,75 \\ 0,75 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,25 \\ 0,25 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,09 \\ 0,11 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,01 \\ 0,01 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,10 \\ 0,12 \end{matrix}$
Сильное 2-5-8 1-4-7	0	$\frac{M+3O}{4}$	0	0,95	0,32	0,75	0,25	0,90	0,10	1,00
		$\frac{3M+O}{4}$	0	0,32	0,95	0,25	0,75	0,10	0,90	1,00
	-1 0 +1	$\frac{M+3O}{4}$	-1 0 +1	0,84	0,28	0,75	0,25	0,70	0,08	0,78
	-2 0 +2	$\frac{M+3O}{4}$	$\begin{matrix} -2 0 +2 \\ 0,7 \ 1,0 \\ 1,3 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,65 \\ 0,69 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,22 \\ 0,22 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,75 \\ 0,75 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,25 \\ 0,25 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,42 \\ 0,47 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,05 \\ 0,05 \end{matrix}$	$\begin{matrix} 0,47 \\ 0,52 \end{matrix}$

показателей наследуемости, если разнообразие генетических уровней отца и матери было нулевым. Все другие влияния действовали только тогда, когда появлялось генетическое различие между отцами или между матерями. При этом общий уровень показателей наследуемости явно зависел от степени генетического разнообразия родителей: при нулевом разнообразии все показатели наследуемости равны нулю, при слабом — имеют различную величину в зависимости от комбинации действия разных факторов, но общий уровень значений показателей наследуемости невысок; при среднем разнообразии этот уровень уже выше и при сильном — самый высокий.

Если для иллюстрации этой зависимости взять первый и девятый показатели наследуемости, то при аддитивности всех влияний нарастание общего уровня этих показателей идет следующим образом (см. табл. 42):

Разнообразие родителей	Показатели				наследуемости			
	1-й				9-й			
Нулевое . . .	0	0	0	0	0	0	0	0
Слабое . . .	22,	13,	16,	12	10,	4,	5,	3
Среднее . . .	35,	22,	27,	20	25,	10,	14,	8
Сильное . . .	58,	50,	55,	46	68,	50,	60,	43

При различных нарушениях аддитивной схемы влияний нарастание происходит так (см. табл. 43):

Разнообразие родителей	Показатели				наследуемости			
	1-й				9-й			
Нулевое . . .	0	0	0	0	0	0	0	0
Среднее . . .	50,	30,	33		28,	9,	12	
Сильное . . .	84,	65,	69		78,	47,	52	

Столь же явно определилось влияние на показатели наследуемости разнообразия условий жизни. При анализе этих влияний следует иметь в виду, что большее разнообразие влияний в модельных комплексах соответствует неустойчивым признакам, а меньшее, наоборот, устойчивым, слабо поддающимся внешним воздействиям. Сильное разнообразие условий жизни, в этом понимании, снижает показатели наследуемости, слабое паратипическое повышает их при прочих равных условиях. Такая закономерность ясно видна и при аддитивности влияний и при нарушениях аддитивности. Все показатели наследуемости (кроме второго) во всех комплексах понижаются при переходе от среднего разнообразия условий жизни к сильному разнообразию этого фактора (см. табл. 42 и 43).

Гетерозиготность родителей влияет на показатели наследуемости по-разному. Увеличение гетерозиготности снижает

показате
увеличив
межгруп
смысле,
разнообр
ся при а
примере
6, мате
—1 0 +

Влия
лее раз
аддитив
тельски
одну и
такое д
емости,
разнооб
разнооб

показатели наследуемости, взятые в узком смысле, так как увеличивает долю внутригруппового разнообразия за счет межгруппового, и повышает эти показатели, взятые в широком смысле, так как увеличивает теперь уже долю межгруппового разнообразия. Особенно ясно эти закономерности выявляются при аддитивной схеме влияний, что показано на следующем примере (генетическое различие родителей среднее: отцы 4, 5, 6, матери 3, 4, 5; разнообразие условий жизни среднее: $-1 \ 0 \ +1$, без доминирования):

	Гетерозиготность		
	0	$-1 \ 0 \ +1$	$-20 \ +2$
Сумма квадратов			
по обоим родителям	81	81	81
по гетерозиготности	0	81	324
по условиям жизни	162	162	162
общая	243	324	567
9-й показатель наследуемости			
в узком смысле	33	24	14
в широком смысле	33	50	70

Влияние на показатели наследуемости доминирования более разнообразно. Если доминирование происходит точно по аддитивной схеме и заключается в том, что полусумма родительских уровней всегда увеличивается или уменьшается на одну и ту же величину: $F = \frac{M+O}{2} + A$, $F = \frac{M+O}{2} - A$, то такое доминирование никак не влияет на показатели наследуемости, что показано на следующем примере (генетическое разнообразие родителей сильное, гетерозиготность их сильная, разнообразие условий жизни сильное):

Показатели наследуемости	$\frac{M+O}{2}$	$\frac{M+O}{2} + 2$	$\frac{M+O}{2} - 2$
Первый			
по отцам	0,46	0,46	0,46
по матерям	0,46	0,46	0,46
Второй			
по отцам	0,5	0,5	0,5
по матерям	0,5	0,5	0,5
Шестой	0,21	0,21	0,21
Седьмой	0,21	0,21	0,21
Восьмой	0,00	0,00	0,00
Девятый	0,42	0,42	0,42

В таких случаях изменение способа образования генетических уровней потомков: доминирование вместо простого образования среднего уровня — не изменяет показателей наследуемости

мости, они остаются такими, какими были и без доминирования.

Доминирование изменяет показатели наследуемости только тогда, когда оно происходит по неаддитивной схеме, так что отклонение от среднего уровня родителей неодинаково для разных уровней и зависит от высоты уровня того из родителей, признак которого доминирует. При неаддитивном доминировании нарушается равенство родителей в их влиянии на потомство: один из родителей оказывается в некоторое число раз сильнее другого. В описываемой модели были сконструированы два случая неаддитивного доминирования: доминирование генетической информации, идущей от отцов $F = \frac{M + 3O}{4}$

и от матерей $F = \frac{3M + O}{4}$.

Неаддитивное доминирование оказалось единственным фактором (из числа изученных на модели), влияющим на величину второго показателя наследуемости, основанного на коэффициенте простой прямолинейной регрессии.

Из семи изученных на модели показателей наследуемости пять показателей: первый по отцам, первый по матерям, шестой, седьмой и девятый — изменяются под влиянием разных факторов примерно одинаково, отражая с большей или меньшей точностью интенсивность воздействий. И только два показателя, основанные на коэффициенте регрессии: второй по отцам и второй по матерям — показали резкое отличие от остальных показателей. Во всех случаях исследования аддитивных влияний эти показатели никак не реагировали ни на какие воздействия, оставаясь все время равными

$$h_2^2/2 = R = 0,5.$$

Если формирование генетических уровней детей идет по схеме $F = \frac{M + O}{2}$, то всегда коэффициент регрессии детей по отцам или по матерям (половина второго показателя наследуемости) сохраняет одну и ту же величину +0,5 (см. табл. 43).

Если же формирование генетических уровней потомков идет по схеме $F = \frac{M + 3O}{4}$, то коэффициент регрессии по отцам равен 0,75, а по матерям 0,25, что соответствует половине второго показателя наследуемости.

Если формирование генетических уровней потомков идет по схеме $F = \frac{3M + O}{4}$, то коэффициент регрессии (половина по-

казателя наследуемости) по отцам равен 0,25, а по матерям 0,75, что видно в комплексах, приведенных в табл. 44.

Таким образом, величина второго показателя наследуемости (удвоенный коэффициент простой прямолинейной регрессии) может служить показателем значения отцов и матерей в доминировании признаков в их потомстве и, следовательно, также показателем степени доминирования определенной высоты изучаемого признака в определенной популяции. Во сколько раз второй показатель наследуемости детей по отцам больше этого показателя для тех же детей по матерям, во столько раз влияние отцов больше влияния матерей, что выражается множителем k в формуле $F = \frac{M + kO}{1 + k}$. Вообще же степень

превышения генетического влияния отцов (или матерей), обладающих неполнодоминирующим количественным признаком (вернее, высотой этого признака), может определяться по формуле

$$k = \frac{O - M + 2\Delta}{O - M - 2\Delta},$$

где O и M — среднее развитие признака у отцов и матерей;
 Δ — превышение среднего уровня признака у потомков над полусуммой средних уровней у родителей:

$$\Delta = F - \frac{M + O}{2}.$$

Например, средний уровень признака у отцов $O=8$, у матерей $M=4$, у потомков $F=7,2$. Тут превышение среднего уровня потомков над полусуммой уровней родителей $\Delta = 7,2 - \frac{8+4}{2} = +1,2$. Степень доминирования высокого уровня признака, идущего от отцов, в данном случае равна

$$k = \frac{8 - 4 + 2,4}{8 - 4 - 2,4} = \frac{6,4}{1,6} = 4,$$

и формирование генетических уровней потомков идет по схеме

$$F = \frac{M + 4O}{5}.$$

Неаддитивное доминирование оказывает значительное влияние на величину показателей наследуемости по отцам и по

матерям: если доминирует информация, идущая от отцов, все показатели наследуемости по отцам увеличиваются, а показатели по матерям уменьшаются. Это отмечено в комплексах табл. 42, в нижних шести строках. При сильном разнообразии условий жизни без доминирования показатели наследуемости по отцам (0,21; 0,31) равны показателям наследуемости по матерям (0,21; 0,31). При неаддитивном доминировании отцовских уровней, сконструированном в модели, показатели наследуемости по отцам (0,42; 0,525) значительно больше показателей наследуемости по матерям (0,05; 0,155). Так как при таком доминировании показатели наследуемости по отцам увеличены, а по матерям уменьшены, то по обоим родителям не происходит больших изменений этих показателей (см. табл. 42). Тут показатели по обоим родителям (при сильном разнообразии условий жизни) без доминирования равны 0,42; 0,62, а при доминировании $(F = \frac{M + 3O}{4})$ 0,47; 0,68.

Влияние различных степеней доминирования на показатели наследуемости при среднем разнообразии остальных факторов (разнообразия родителей, гетерозиготности и условий жизни) см. в табл. 45.

Таблица 45

Влияние неаддитивного доминирования на показатели наследуемости

Показатели наследуемости	Формирование генетических уровней потомства			
	без доминирования $F = \frac{M + O}{2}$	неполное доминирование		полное доминирование более высоких уровней у обоих родителей
		идущее от отцов $F = \frac{M + 3O}{4}$	идущее от матерей $F = \frac{3M + O}{4}$	
Первый				
по отцам . . .	0,35	0,50	0,17	0,47
по матерям . . .	0,35	0,17	0,50	0,16
Второй				
по отцам . . .	0,5	0,75	0,25	0,74
по матерям . . .	0,5	0,25	0,75	0,16
Шестой	0,125	0,25	0,03	0,22
Седьмой	0,125	0,03	0,25	0,04
Восьмой	0		0	0
Девятый	0,25	0,28	0,28	0,26

Примечание. Средние уровни отцов 4—5—6, матерей 3—4—5; гетерозиготность средняя; разнообразие условий жизни среднее.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВЕЛИЧИНУ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НАСЛЕДУЕМОСТИ

Фенотипическое разнообразие признака можно разложить на две части, величина которых зависит от двух основных факторов: разнообразия генетической информации, идущей от родителей, и разнообразия условий, в которых происходит реализация этой информации. Разложение фенотипического разнообразия признака на два основных компонента выражается простой формулой

$$C_{\phi} = C_{\gamma} + C_{\pi},$$

где C_{ϕ} — фенотипическая дисперсия. Показатель общего фенотипического разнообразия признака в поколении детей. Измеряется суммой квадратов центральных отклонений каждой даты от общей средней для всего исследованного комплекса: $C_{\phi} = \Sigma (V - M_0)^2$;

C_{γ} — генотипическая дисперсия. Показатель разнообразия генетической информации, идущей от родителей. Та часть фенотипического разнообразия признака в поколении детей, которая отражает генотипическое разнообразие, идущее от родителей. Измеряется суммой квадратов центральных отклонений частных средних от общей средней по всему изученному комплексу: $C_{\gamma} = \Sigma n_i (M_i - M_0)^2$;

C_{π} — паратипическая дисперсия. Показатель разнообразия условий развития и жизни отдельных представителей поколения детей. Остальная часть фенотипического разнообразия, отражающая разнообразие условий реализации генетической информации. Измеряется суммой квадратов центральных отклонений дат от своих частных средних в исследованном комплексе: $C_{\pi} = \Sigma \Sigma (V - M_i)^2$.

Для различных признаков, разных групп особей и разных условий жизни соотношение двух основных частей фенотипического разнообразия бывает различным. Чем большую долю имеет генотипическая дисперсия, тем более сильно в разнообразии детей проявляется наследственное влияние родителей (разнообразие их генетической информации) и, следовательно, тем сильнее выражена наследуемость признака. Поэтому за основной показатель наследуемости и принимается отношение генотипической дисперсии к общей фенотипической

$$h^2 = C_T / C_F.$$

В зависимости от различной структуры фенотипического разнообразия, сформированного для различных признаков, для разных групп особей и для разных условий жизни, величина основного показателя наследуемости может характеризовать по-разному те причины, которые привели к данной величине показателя наследуемости. Анализ результатов многих исследований дает возможность оценить значение трех основных факторов, определяющих величину показателей наследуемости: изменчивости признака, генетического разнообразия и разнообразия условий жизни.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКА

Признаки, которые слабо изменяются под влиянием внешних условий, имеют незначительное паратипическое разнообразие. Паратипическая дисперсия таких признаков составляет небольшую долю в общей фенотипической дисперсии, большая доля приходится на генотипическую дисперсию. Это выражается повышенным показателем наследуемости. Таким образом, большие показатели наследуемости при определенных условиях могут указывать на повышенную устойчивость признаков, а малые показатели — на неустойчивость, на сильную изменчивость признаков под влиянием условий жизни.

На основе многих работ к наиболее устойчивым признакам, часто дающим повышенные показатели наследуемости, можно отнести у крупного рогатого скота жирномолочность, качество молочного жира, содержание в молоке сухих нежировых веществ, пегость; у овец — настриг шерсти, выход чистой шерсти, качество шерсти, вес при рождении; у свиней — качество свинины, оплата корма; у кур — вес яйца, вес белка в яйце. К признакам, часто дающим пониженные показатели наследуемости, можно отнести у крупного рогатого скота обильно-

молочность, меж-
ряемость; у овец
нии, плодовитост
цыплют.

Но далеко не
характеризует ус
виям, так как эт
ных факторов.

ГЕ

Чтобы разно
родителей, проя
бы это разнообр
ше генотипичес
больше генотип
ше и показатели
ном разнообраз
генетической д
незначительную
и неустойчивы
телей наследуе
чивость призна
стоятельство —
мации, идущей

Такое гено
ранных групп
дуктивности. И
следуемости,
зывает на бо
дителям или
племенном ст
жирномолочн
значит, что в
разнообразны
шении жирно
фективности
отцам, или п

Малая ве
вать не тол
воздействия
разие, на б
идущей от р

Небольш
рошо отобр
также в слу

молочность, межотельный период (плодовитость), оплодотворяемость; у овец — плодовитость; у свиней — вес при рождении, плодовитость; у кур — вес желтка в яйце, жизненность цыплят.

Но далеко не всегда величина показателя наследуемости характеризует устойчивость признака к внешним воздействиям, так как эта величина зависит и от других не менее мощных факторов.

ГЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Чтобы разнообразие генетической информации, идущее от родителей, проявилось в детях, необходимо прежде всего, чтобы это разнообразие имело достаточную величину. Чем больше генотипическое разнообразие, идущее от родителей, тем больше генотипическая дисперсия, а следовательно, тем больше и показатель наследуемости. И наоборот, при незначительном разнообразии генетической информации снижается доля генетической дисперсии, и показатель наследуемости имеет незначительную величину для любых признаков — устойчивых и неустойчивых. Таким образом, большая величина показателей наследуемости указывает не только на сильную устойчивость признака к внешним воздействиям, но и на другое обстоятельство — на сильное разнообразие генетической информации, идущей от родителей.

Такое генотипическое разнообразие может быть в неподобранных группах отцов и матерей в отношении признаков продуктивности. В этих случаях большое значение показателя наследуемости, вскрывая это генетическое разнообразие, указывает на большую эффективность отбора или детей по родителям или родителей по потомству. Например, если в одном племенном стаде (или группе стад) показатель наследуемости жирномолочности по отцам равен 0,7, а в другом 0,2, то это значит, что в первом стаде имеются производители, очень разнообразные по своим наследственным особенностям в отношении жирномолочности, и что можно ожидать большой эффективности отбора на жирномолочность или дочерей по их отцам, или производителей по потомству.

Малая величина показателя наследуемости может указывать не только на слабую устойчивость признака к внешним воздействиям, но и на другую причину — на слабое разнообразие, на большое постоянство генетической информации, идущей от родителей в отношении данного признака.

Небольшое генотипическое разнообразие может быть в хорошо отобранных, селекционных группах отцов и матерей, а также в случае, когда отцы или матери очень однообразны по

своим наследственным способностям. Небольшие показатели наследуемости, вскрывая недостаточные различия между отцами или матерями, указывают на незначительные возможности отбора по данному признаку, на слабую возможность селекционного улучшения стада на основе использования своих производителей и на необходимость завоза производителей из других племенных гнезд.

Небольшие генотипические различия бывают также в отношении таких признаков, которые не могут получить слишком большого или слишком малого развития, так как особи с крайними значениями таких признаков обычно при определенных условиях выбрасываются из популяции естественным отбором. К таким признакам относятся: оплодотворяемость, жизненность потомства, возраст наступления половой зрелости, плодовитость. Вероятно, именно этим обстоятельством объясняется закономерность, отмеченная Фальконером [41] и другими авторами: признаки, связанные с воспроизводительными способностями, имеют обычно пониженные показатели наследуемости.

РАЗНООБРАЗИЕ УСЛОВИЙ ЖИЗНИ

Условия жизни создают паратилическое разнообразие признака. Они влияют прежде всего на долю паратилической дисперсии, но поскольку она увеличивает или уменьшает общую фенотипическую дисперсию, это влияние распространяется и на ту долю, которая приходится на генотипическую дисперсию, а следовательно, и на показатель наследуемости. Чем разнообразнее условия жизни для отдельных представителей поколения, тем, при прочих равных условиях, меньше показатель наследуемости.

КОМБИНИРОВАННОЕ ДЕЙСТВИЕ ТРЕХ ОСНОВНЫХ ФАКТОРОВ

Показатели наследуемости отражают в своей величине различные комбинации действия трех основных факторов, влияющих на наследуемость: степени устойчивости признака, степени разнообразия генетической информации и степени разнообразия условий развития признака. Степени действия трех разных факторов выражены в одном показателе суммарно, так что по одному показателю нельзя определить действие каждой отдельной причины. Но можно так организовать исследование, что показатель наследуемости будет определять

преимущественно один из трех факторов, влияющих на наследуемость.

Степень устойчивости признака может быть оценена, если сравнивать наследуемость разных признаков при выравненном действии двух остальных факторов: одинаковом генетическом разнообразии сравниваемых признаков и условиях жизни, выравненных на оптимальном уровне (для каждого признака).

При выполнении таких условий в нескольких исследованиях для одного и того же признака должны получаться достаточно близкие, а в исследованиях разных признаков — неодинаковые показатели наследуемости, по которым должны выявиться признаки сильно-, средне- и слабоустойчивые.

В многочисленных исследованиях, проведенных в разных странах, таких результатов не получалось. В условиях, которые считались достаточно выравненными, показатели наследуемости получались далеко не одинаковыми, что было отмечено многими исследователями. При сравнении наследуемости разных признаков во многих работах получались и высокие и низкие показатели наследуемости для любых признаков: и для тех, которые сильно изменяются под влиянием внешних воздействий, и для устойчивых, слабоизменяемых признаков, что оставалось непонятным для авторов.

Такие результаты объясняются большой трудностью непосредственного измерения степени генетического разнообразия признака в разных группах, изучаемых для характеристики наследуемости одного или нескольких признаков.

Влияние различных комбинаций действия основных факторов на величину показателей наследуемости проиллюстрируем схемой (рис. 11), на которой показано, как образуется та или иная величина показателей наследуемости при сильном (а) и слабом (б) генотипическом разнообразии для трех категорий признаков, не изменяющихся под влиянием внешних условий (I) и изменяющихся слабо (II) и сильно (III).

Схема помогает понять прежде всего, почему, если изучается наследуемость одного признака в разных группах, нет никаких способов убедиться в

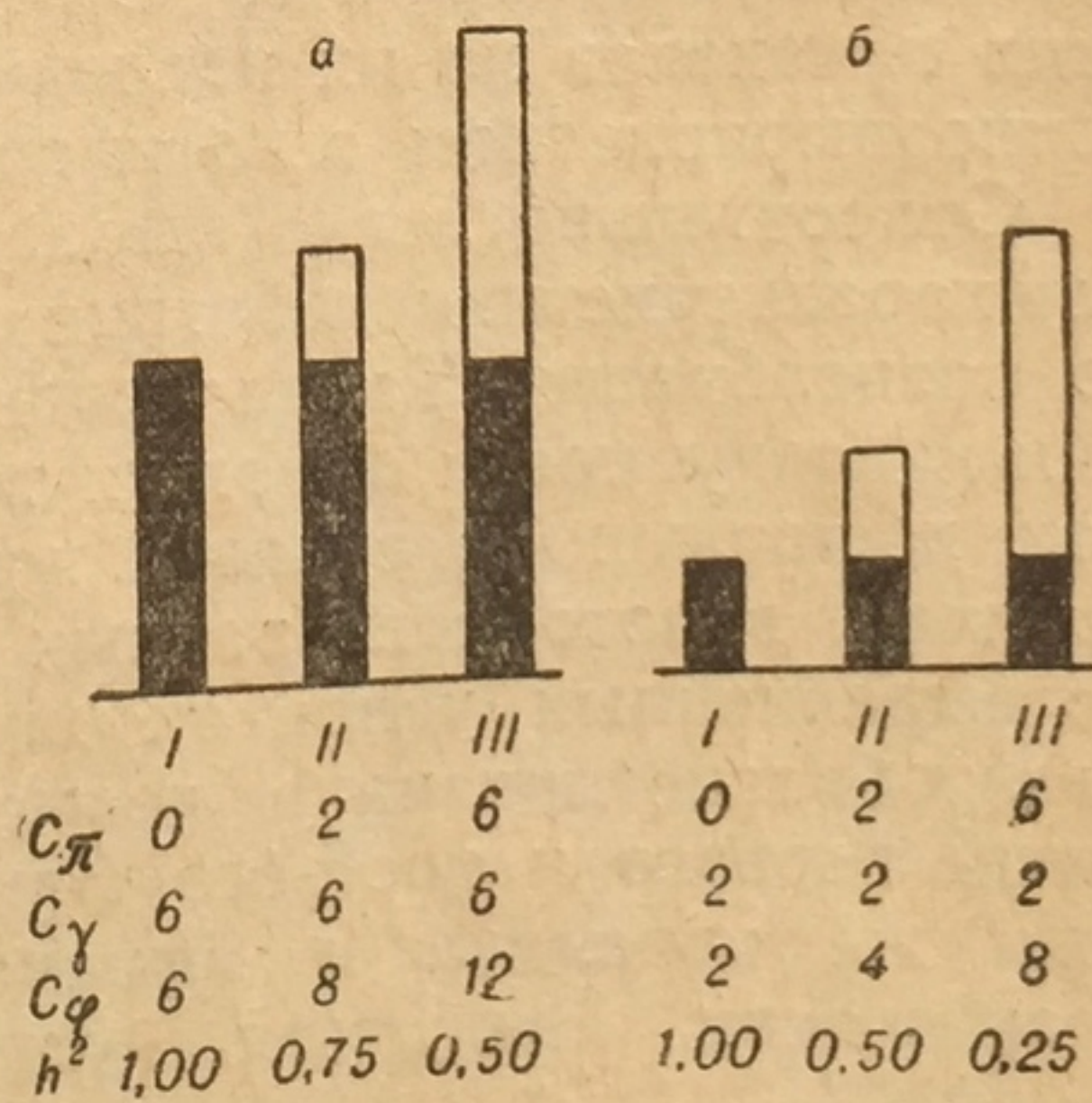


Рис. 11. Зависимость показателей наследуемости от природы признака, генетического и паратипического разнообразия.

том, что генетическое разнообразие данного признака в этих группах одинаково. Одна группа потомков от определенной группы родителей может иметь сильное, другая — слабое генотипическое разнообразие одного и того же признака. Только по этой причине в первом случае будет получен высокий показатель наследуемости признака, а во втором — низкий показатель, хотя сам признак мог быть и сильно- и слабоизменчивым.

При сжимании генетического разнообразия — при переходе от всей популяции к ее отобранным частям — показатель наследуемости уменьшается как для слабо-, так и для сильноизменчивых признаков.

При изучении наследуемости нескольких признаков могло случиться, что устойчивый, слабоизменчивый признак изучался на генетически однородной группе (что невозможно было обнаружить), и по этой причине вместо высокого (для устойчивого признака) получен низкий показатель наследуемости. Может случиться, что, наоборот, изучается сильноизменчивый признак, но на группе, генетически очень разнообразной (что также невозможно обнаружить), и по этой причине вместо ожидаемого низкого показателя наследуемости (для неустойчивого признака) получен высокий.

Как видно из схемы (см. рис. 11), сильноизменчивый признак (III) при большом генотипическом разнообразии группы (а) имеет такой же показатель наследуемости (0,50), как и слабоизменчивый (II) при малом генотипическом разнообразии группы (б): 0,50. Поэтому любое значение показателя наследуемости может относиться и к устойчивым и к неустойчивым признакам, если нет гарантии, что сравнение этих признаков по их наследуемости проводилось при достаточно выравненном генотипическом разнообразии.

Относительно легко выравнивать первый и третий факторы для характеристики действия второго фактора — генетического разнообразия. Такие условия осуществляются при изучении наследуемости одного и того же признака в разных группах животных (в разных популяциях, стадах, племенных группах, в потомстве разных производителей) при достаточно выравненных условиях жизни, когда на фенотипическое разнообразие признака не может влиять разнообразие действий первого и третьего факторов: устойчивость одного и того же признака и выравненные условия жизни могут практически считаться одинаковыми для сравниваемых групп.

Поэтому большая или меньшая величина показателей наследуемости в таких исследованиях отражает разнообразие действия только одного — второго — фактора и указывает на

большее или меньшее генотипическое разнообразие особей в сравниваемых группах. Именно это благоприятное обстоятельство и обуславливает возможность применения показателей наследуемости для прогноза темпов эволюции популяций и планирования племенной работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Плохинский Н. А. Показатели наследуемости жирномолочности и обильномолочности крупного рогатого скота в племенных совхозах Сибири. Тез. докл. Межвуз. конф. по exper. генетике, ч. 11. Л., 1961.
2. Рокицкий П. Ф. Наследуемость признаков и селекция сельскохозяйственных животных.—Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, отд. «Биология», 1960, 3, 65, 153—154.
- 3а. Стакан Г. А., Соскин А. А. К вопросу о влиянии среды на наследуемость признаков.—Изв. СО АН СССР, 1962, № 12.
- 3б. Стакан Г. А., Соскин А. А., Вовченко Ф. Я. К вопросу о наследуемости некоторых признаков у тонкорунных овец.—Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, отд. «Биология», 1963, 68, 6.
4. Abplanalp H. Genetic and environmental correlation among production traits of poultry. Poultry Sci., 1957, 35, 2, 226—228.
- 4а. Abplanalp H. Linear heritability estimates. Genetic. Res., 1961, 2, 3, 439—448.
5. Agarwala O. P. Heritability estimates and correlations of some economic traits in buffalo herd. Indian J. Dairy Sci., 1955, 8, 3, 89—93.
6. Alim K. A. Environmental and hereditary effects on calving intervals in milking buffalo in Egypt. Empire J. Exp. Agric., 1957, 25, 99, 299—236.
7. Ashfaq M., Mason I. L. Environmental and genetical effects on milk yield in pakistan buffalo. Empire J. Exp. Agric., 1954, 22, 87, 161—175.
- 7а. Asker A. A., Bedier L. H. Repeatability and heritability of persistency of lactation and initial milk yield in the Egyptian buffaloes. J. Agric. Sci., 1961, 56, 1, 7—10.
8. Auriol P. et Maugin B. Production laitiere et conformation dans la race Montbeliarde. I. Heritabilite de la production laitiere et de differents mesures corporelles. Correlations phenotipiques entre ces mesures et la production laitiere. J. Annales de zootechnic, 1961, 10, 1, 5—29.
9. Barker I. S. E. Heritability of poultry. Australien Poultry World, 1959, 30, 8, 19—21.
10. Bartrett J. M., Pfau K. O. and Tucher H. H. The inheritance of high butter-fat percentage in Holstein-Friesian cattle. New Jersey Agric. Exp. Bull., 1934, 572, 16.
11. Beardley J. P., Bratton R. W. and Salisbury G. W. The curvilinearity of heritability of butter-fat production. J. Dairy Sci., 1950, 33, 93—97.
12. Bettini M. T. L'ereditabilita. Riv. Zoot., 1951, 24.

13. Bettini M. T. Amiglioramento degli animali. Barlera Editore, Firenze, 1955.
14. Bettini M. T. Il concetto di «ereditabilita» e semplice e non neppure nuovo. Riv. zoot., 1956, 29, 3, 68—70.
15. Blachmore D. W., Mc Gilard L. D., Lush I. L. Genetic relations between body measurements at three ages in Holsteins. J. Dairy Sci., 1958, 41, 8, 1045—1049.
16. Blow W. L., Glazener E. W. Heritability of egg production and egg weight in turkey. Poultry Sci., 1954, 3, 2, 417—421.
17. Blow W. L., Stewart H. O., Glazener E. N. Genetic variation and covariation of partial and complete egg records in turkeys. Poultry Sci., 1958, 37, 1, 193—200.
18. Boccard R. et Duplan I. M. Etude de la production de la viande ches les ovins. III. Note sur l'influence de la vitess de croissance sur la composition corporelles de egneaux. J. Annales de zootechnic. 1961, 10, 1, 30—38.
- 18a. Bohren B. B., McKean H. E., Iamada Yukio. Relative efficiencies of heritability estimates based on regression of offsprings on parent. Biometrics, 1961, 17, 3, 481—491.
19. Bonnier G. and Hausson. Identical twin genetics in cattle. J. Heredity, 1948, 2, 1—27.
- 19a. Borgioli E. Perfezionamento dei criteri selettivi nel miglioramento della razza chianina. Riv. zoot., 1961, 34, 4, 155—159.
20. Botkin W. I. Repeatability of productionning range beet. cows. J. Animal Sci., 1953, 12, 3, 552—560.
21. Briquet R. and Lush J. L. Heritability of amount of spotting in Holstein—Friesian Cattle. J. Heredity, 1947, 38, 99—105.
22. Brown L. O., Durham R. M., Cobb E., Knox I. H. An analysis of the components of variance in calving intervals in a range herd of beef cattle. J. Animal Sci., 1954, 13, 2, 511—516.
23. Brumby P. J. and Hancock J. A preliminary report of growth and milk production in identical and fraternal twin of dairy cattle. J. Sci. Tech. Agric., 1956, 38, 184—193.
24. Brumby P. I. Monozygotic twin and dairy cattle improvement Anim. Breed. Abstr., 1958, 26, 1—12.
25. Buiatti P. G. Ereditabilita e correlazione fra peso vivo altezza al garrese in vitelle di razza Chianina. Riv. Zoot., 1954, 27, 2, 59—63.
26. Bumgardner H. L., Chaffner C. S. The Heritability of body weight in turkeys. Poultry Sci., 1954, 33, 3, 601—606.
27. Carter R. C., Kincaid C. M. Estimates of genetic and phenotypic parameters in beef cattle. II. Heritability estimates from parent—offspring and half-sib resemblances. J. Animal Sci., 1959, 18, 1, 323—330.
28. Castle O. M. and Searle S. R. Repeatability of dairy cow butterfat records in New Zealand. J. Dairy Sci., 1957, 40, 1277.
29. Ceppellini R., Siniscalco M. and Smith A. B. The estimation of gene frequencies in a random-mating population. Genet (Lond), 1955, 20, 97—115.
30. Chandrasher B. Genetic and environmental contributions to the economic characteristics of the Michigan St. Coll. dairy herd. Microfilms Publ., 1951, 2703, 209.
31. Crump S. L. The estimation of variance components in analysis of variance. Biometrics, 1946, Bull. 2, 7—11.
32. Crump S. L. The Present status of variance components analysis. Biometrics, 1951, 7, 1—16.
- 32a. Curnow R. N. The estimation of repeatability and heritability from records subject to colling. Biometrics, 1961, 17, 4, 553—566.

33. Dawson W. M., Jao F. S., Cook A. C. Heritability of growth, beef characters and body measurements in milking shorthorn steers. *J. Animal Sci.*, 1955, 14, 1, 208—217.
34. De-Fries I. C., Touchberry R. W., Hays R. L. Heritability of the gestation period in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 1959, 42, 4, 598—606.
35. Dempster E. R. and Lerner I. M. Heritability of threshold characters. *Genetics*, 1950, 35, 212—236.
36. Dunbar R. S., Henderson C. R. Heritability of fertility in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 1953, 36, 10, 1063—1071.
- 36a. Duniec H., Kielanowski I., Osinska S. Heritability of chemical fat content in the loin muscle of faconers. *Animal Prod.*, 1961, 3, 2, 195—198.
37. El-Itriby A. A., Asker A. A. Heritability and repeatability of some dairy characters in cattle and buffalo in Egypt. *Indian J. Dairy Sci.*, 1956, 9, 4, 157—163.
38. El-Shimy Sh. A. F. The heritability of milk yield and fat percentage in the Friesian cattle in the province of Friesland. *Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie*, 1957, 69, 4, 321—350.
39. Falconer D. S. The problem of environment and selection. *Amer. Nat.*, 1952, 86, 293—298.
40. Falconer D. S. and Latyszewsky M. The environment in relation to selection for size in mice. *J. genet.*, 1952, 51, 67—80.
41. Falconer D. S. *Introduction to quantitative Genetics*, Oliver and Boyd, 1960.
42. Fisher R. A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 1918, 52, 399—433.
43. Fisher R. A. and Balmukand B. The estimates of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. *J. of Genetics*, 1928, XX, 79—92.
44. Fisher R. A. *The genetical theory of naturyl selection*. Oxford University Press, 1930, XIV+272 pp.
45. Fisher R. A. *Statistical methods for research workers*. 12-th ed., 1954.
46. Freeden H. T. and Jonsson P. Genetic variance and covariance in Danish Landraceswine as evaluated under a system of individual feeding of progeny test groups. *Z. Tierz. Züchtbiol.*, 1957, 70, 348—363.
47. Freeman A. E., Dunbar R. S. Genetic analysis of the components of type conformation and production in Ayrshire cows. *J. Dairy Sci.*, 1955, 36, 4, 428—437.
48. Freeman A. E., Handerson C. D. Genetic Structure of dairy cattle herds in terms of additive and dominance relationships. *J. Dairy Sci.*, 1959, 42, 4, 621—625.
49. Galton Frances. *Natural Inheritance*. Macmillan and Co. London, 1889.
50. Garber M. I. and Goodbey C. B. The influence of sire dam and hatching date on specific rate of growth of Single Comb. White Leghorn pullets from hatching to twelve weeks of age. *Poultry Sci.*, 1952, 31, 945—955.
51. Ghanem V. S., Zaher A., Abul-Fadl A., Soliman F. A. Genetic causes of variation in the length of gestation of buffaloes. *Indian J. Veterin. Sci. and Animal Husbandry*, 1955, 22, 4, 307—311.
52. Gifford W. The mode of inheritance of yearly butterfat production. *Mo Agr. Exp. Sta. Res. Bull.*, 1930, 144.
53. Goodman B. L., Brunston C. C., Godfrey G. F. Heritability of 25-week body weighting turkeys. *Poultry Sci.*, 1954, 33, 2, 305—307.
54. Goodman B. L., Godfrey G. F. Heritability of body weight in domestic fowl. *Poultry Sci.*, 1956, 35, 1, 50—53.
- 54a. Gowen G. W. Inheritance in crosses dairy and beef breeds cattle. *J. Heredity*, 1920, 11, 300—316, 365—376.

55. Gravert H. O. Zur Bewertung der Milch fettleistung in absoluten oder prozentischen Zahlen. Ein Beitrag zur Methodik in der Erbwertschätzung beim Rind. Züchtungskunde, 1959, 31, 8, 345—349.
56. Grabil F. A., Martin F. and Godfrey G. Confidence intervals for variance ratios specifying genetic heritability. Biometrics, 1956, 12, 99—109.
57. Grabil F. A., Robertson W. H. Calculating confidence intervals for genetic heritability Poultry Sci., 1957, 36, 2, 261—265.
- 57a. Groenvelde B. I. De vererving vande melkproductie. Alg. Bond van oud-leerlingen voor middelbaar Landbouwonder Nijs. Jaarboek, 1939, 176—187; 1941, 106—115.
58. Haldane I. B. S. The interaction of nature and nurture. Ann. Eugen. (Lond), 1946, 13, 197—205.
59. Haldane I. B. S. The complete matrices for brothersister and alternate parent-offspring mating involving one locus. J. Genet., 1955, 53, 315—324.
60. Hall R. W. Heritability of chick viability in a white wyandotte flock. J. Agric. Sci., 1954, 44, 2, 221—226.
- 60a. Handbuch für Tierzüchter Band I. Grundlagen der Tierzucht. Neumann Verlag, 1959, Leipzig.
- 60b. Hansen I. Ziele und Grenzen des Kontrollvereine unter Berücksichtigung der Vererbung der Milchergiebigkeit. Arb. d-tsche Zücht, 1917, 23.
61. Hansson A. and Bonnier G. Further studies on the Genetical determination of the composition of cows milk with regards to fat, protein and lactose. Acta Agric. (Stokholm), 1949, 3, 179—188.
- 61a. Harvey W. R. and Lush J. L. Genetic correlation between type and production in Jersey Cattle. J. of Dairy Cattle, 1952, XXXV, 3, 199—213.
- 61b. Hartman W. Über den Erblichkeitsanteil der Leistungsunterschiede von Milchmenge Fettehalt and Fettmenge von Kühen. Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie, 1958, 71, 2, 151—184.
- 61c. Haverman H. Zur Ermittlung der Erbwerts für Milch und Milch und Milchfett beim Rind. Züchtungskunde, 1961, 33, 5—7, 251—254.
62. Hays F. A. Inheritance of viability of pullets in the Laying house. Poultry Sci., 1954, 33, 6, 1107—1108.
63. Hazel L. N. and Terrill C. E. Heritability of weaning weight and staple lenght in range rambouillet lambs. J. Animal Sci., 1945, 5.
- 63a. Heidhues J. Anwendung statistischer Methoden in der modernen Tierzüchtung. Züchtungskunde, 1961, N 1—12.
64. Heizer E. E. The inheritance of milk production and butterfat percentage in a herd of purebred Ayrshire cattle. Proc. Amer. Soc. Animal Prod. 25th meeting, 1932, 273—277.
65. Heizer E. E. The inheritance of milk and butter fat production in dairy cattle. Ph. D. thesis, Ohio State University, 1933.
66. Henderson C. R. Estimation of variance and covariance components. Mimeo of paper presented to North Carolina Summer Statistics Conference, 1952, 22 pp.
67. Hetzer H. O., Dicherson G. E. and Zeller J. H. Heritability of type in Polland China swine as evaluated by scoring. J. Animal Sci., 1944, 3, 390—398.
68. Horn A., Nady N., Gaspar J. A. tojastermeles es tojassuly örökölherösege (h^2) a magyar tyuk fajtavatozataiban. Allateny esztes, 1955, 4, 4, 309—315.
69. Horn A. Ui allatenyestesi fogalom: oz «orokolhetöseg». Agrartudomány, 1956, 8, 4, 172—174.
70. Horn A. A kvantitativ genetika es kihtasa az all latenyextesi technika. Magyar. tud. akad. agrartud. oszt. közl., 1956, 9, 1—3, 159—176.

71. Jensen E., Klein J. W., Rouchenstein E., Woodward T. E. and Smith R. H. Input-output relationships in milk production. U.S.D.A. Tech. Bull., 1942, 815.
72. Jerome F. N., Henderson C. R., King S. C. Heritabilities gene interactions and correlations associated with certain traits in the domestic fowl. Poultry Sci., 1956, 35, 5, 995—1013.
73. Johansson I., Hansson A. Kgl. Lantb. Tid., 1940, 65, 9.
74. Johansson I. The heritability of milk and butterfat yield. Anim. Breed. Abstr., 1950, 18, 1—12.
75. Johansson I. and Korkman N. Heritability of the udder proportions in dairy cows. Hereditas (Lund), 1952, 38, 131—151.
76. Johansson I. The manifestation and heritability of quantitative characters in dairy cattle under different environmental conditions. Acta genet. et statist. med., 1953, 4, 2/3. 221—231.
77. Johansson I. 1955 (1). The first lactation yield as a basis for selection as compared with the second and third lactations. Proc. Brit. Soc. Animal Prod., 1955, p. 102.
78. Johansson I. 1955 (2). Arvets inflytande på fruktsamhet och kroppsstorlek hos mink. Vara paldjur., 1955, 26, 5, 98, 104.
- 78a. Johansson I. Züchterische Maßnahmen zur Leistungssteigerung beim Milchvieh. Z. Tierzucht und Züchtungsbiologie, 1961, 75, 3, 221—237.
- 78b. Johansson I. Present views on selection and breeding methods in animal improvement. Genen et Phaenen, 1961, 6, 3, 37—51.
79. Johansson A. S., Merritt E. S. Heritability of albumen height and specific gravity of egg from white leghorns and barred rakes and correlation of the traits with egg production. Poultry Sci., 1955, 34, 3, 578—587.
80. Johnson L. A. and Corley E. L. Heritability and repeatability of first, second, third and fourth records of varying durations in Brown Swiss cattle. J. Dairy Sci., 1961, 44, 3.
81. Kempthorne O. Design and analysis of experiments. New-York, 1952.
82. Kempthorne O. and Tandon O. B. The estimation of heritability by regression of offspring on parents. Biometrics, 1953, 9, 90—100.
83. Kempthorne O. The correlation between relatives in random mating population. Proc. Roy. Soc., B. 1954, 143, 103—113.
84. Kempthorne O. 1955 (1). The theoretical values of correlation between relatives in random mating populations. Genetics, 1955, 40B, 153—167.
85. Kempthorne O. 1955 (2). The correlations between relatives in random mating population Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 1955, 20, 60—75.
86. Kempthorne O. An introduction to Genetic Statistics. New York-London, 1957, XVII, 545 p.
87. Kidwell J. F. Heritability of body weight in the chinchillas. J. Heredity, 1955, 46, 5, 251—252.
88. King S. C. 1953. Heritability studies of egg production in the domestic fowl. Ph. D. Thesis Cornell Univ., 1953.
89. King S. C., Henderson C. R. 1954. Variance components analysis in heritability studies. Poultry Sci., 1954, 33, 1, 147—154.
90. King S. C., Henderson C. R. 1952. Heritability studies of egg production in the domestic fowl. Poultry Sci., 1954, 33, 1, 155—169.
91. Koch R. M. Heritability of economic characters in beef cattle. Abstract, doctoral theses. Biol. Iowa State Coll., 1953—1954. Iowa State Coll. J. Sci., 1955, 29, 3, 445—446.

92. Koch R. M., Clark R. F. 1955 (1). Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. I. Correlation among paternal and maternal half-sibs. II. Correlation between offspring and dam and offspring and sire. *J. Animal Sci.*, 1955, 14, 3, 775—791.
93. Koch R. M., Clark R. F. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. III. Evaluating material environment. *J. Animal Sci.*, 1955, 14, 4, 979—996.
94. Kondra P. A., Shoffner R. N. Heritability of some body measurements and reproductive characters in turkeys. *J. Poultry Sci.*, 1955, 34, 6, 1262—1267.
95. Laben R. C. A study of genetic factors affecting milk production in a selected Holstein—Friesian herd. Univ. Microfilm. Publ. 1950.
96. Lauprecht E., Walter E. Bericht über Arbeiten aus dem Gebiet der allgemeinen Tierzucht. I. Erbllichkeit santeil Selektion und Inzucht Züchtungskunde, 1956, 28, 2, 45—60.
97. Lecky T. P. Ph. D. Thesis. Institute of Animal Genetics, University of Edinburgh, 1951.
98. Legates I. E. Genetic variation in services per conception and calving interval in dairy cattle. *J. Animal Sci.*, 1954, 13, 1, 81—88.
99. Legates I. E., Lush J. L. A selection index for fat production in dairy cattle utilizing the fat yield of the cow and her close relatives. *J. Dairy Sci.*, 1954, 37, 6, 744—753.
- 99a. Lerner M. Population genetics and animal improvement. Cambridge of the University press, 1950.
100. Lerner I. M. and Cruden D. The heritability of egg weight: the advantages of mass selection and of early measurements. *Poultry Sci.*, 1951, 30, 34—41.
101. Lerner I. M. The genetic basis of selection. New York, 1958, XVI+298 pp.
102. Le Roy H. L., Gruhn R. Betrachtungen zur Heritabilitätsbestimmung auf Grund der Geschwisterähnlichkeit unter Berücksichtigung spezieller strukturverhältnisse im Analysenmaterial. *Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie*, 1956, 68, 2, 155—162.
103. Le Roy H. L. Die Abstammungsbewertung. *Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie*, 1958, 71, 4, 328—378.
104. Lush J. L. Methods of measuring the heritability of individual differences among farm animal. Proc. of 7-th Intern. genetical Cong. Edinburgh, Scotland.
105. Lush J. L. Intra-Sire correlations or regression of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. Proc. Amer. Cos. Animal Prod., 1940, p. 293.
106. Lush J. L. and Strauss P. S. The heritability of butterfat in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 1942, 25, 975—982.
107. Lush J. L. Animal breeding plans. Amer. Iowa State College Press, 1945, VIII, 443, 2nd ed.
108. Lush J. L. 1949 (1). Animal breeding plans. Amer. Iowa State College Press, 1949, 3rd ed.
109. Lush J. L. 1949 (2). Heritability of quantitative characters in farm animals. Proc. 8th Int. Congr. of Genetics (hereditas Suppe), 1949, 356—375.
110. Lush J. L. Genetics and animal breeding. Genetics in twentieth century. Ed. L. C. Dunn. New-York, 1950, pp. 493—525.
111. Lush J. L. Dairy cattle genetics. *J. Dairy Sci.*, 1956, 39, 6, 693—694.
112. McBride G. The part played by measurement technique in the efficiency of selection. Proc. Austral. Soc. Animal. Produc., 1956, 1, 155—160.

113. McCartney M. G. 1955 (1). Heritability and genetic correlations of body weight of white Holland turkeys. *Poultry Sci.*, 1955, 34, 3, 617—621.
114. McCartney M. G. Heritability of egg production in white Holland turkeys. *Poultry Sci.*, 1955, 34, 1280—1283.
115. McCartney M. G. Heritability of egg weight in white Holland turkeys. *Poultry Sci.*, 1956, 35, 1, 230—231.
116. McClung M. P. Heritability of productive characters in Duroc swine. Abstract doctoral theses Shem. Iowa State Coll (1953—1954). *Iowa State Coll. J.*, 1955, 29, 3, 455—456.
117. McLaren A. and Michie D. Factors affecting vertebral variations in mice. I. Variation within on-inbred strain. *J. Embryol. Exp. Morph.*, 1954, 2, 149—160.
118. McLaren A. and Michie D. Factors affecting vertebral variations in mice. Further evidence on intrastain variation. *J. Embryol. Exp. Morph.*, 1955, 3, 366—375.
119. McLaren A. and Michie D. 1956 (1). Factors affecting vertebral variations in mice. 3. Maternal effect reciprocal crosses. *J. Embryol. Exp. Morph.*, 1956, 4, 161—166.
120. McLaren A. and Michie D. 1956 (2). Variability of response in experimental animals. *J. Genet.*, 1956, 54, 440—455.
121. Madsen K. Inheritance of milking capacity. *Nature London*, 1932, 129, 165—166.
122. Maglino A. Eredità delle attitudini lattifere nella specie bovina. *Agric. Ital.*, 1956, 56, 1—2, 1—4.
123. Mahadevan P. Ph. D. Theses University of Glasgow, 1950.
124. Mahadevan P. The effect of environment and heredity on lactation. *J. Agric. Sci.*, 1951, 41, 80—97.
125. Mahadevan P. *Emp. J. Exp. Agric.*, 1953, 21.
126. Mahadevan P. 1954 (1). Repeatability and heritability of milk yield in crosses between indian and european breeds of dairy cattle. *Empire J. Exp. Agric.*, 1954, 22, 86, 93—96.
127. Malecot G. *Les mathématiques de l'hérédité*. Paris, 1948, VI+63 pp.
128. Mason I. L., Robertson A., Gjelsted B. The genetic connexion between body size, milk production and efficiency in dairy cattle. *J. Dairy Res.*, 1957, 24, 2, 135—143.
129. Mather K. *Biometrical genetics*. London, 1949, IX+162 pp.
130. Morley F. H. W. Selection for economic characters in Australian Merine sheep. I. Estimates of phenotypic and genetic parameters. *Sci. Bull. Dep. Agric., N. S. W.*, 1951, 73, 45.
131. Morley F. N. W. Selection for economic characters in Australian Merine sheep. V. Further estimates of phenotypic and genetic parameters. *Austr. J. Agric. Res.*, 1955, 6, 77—90.
132. Newman H. H., Freeman F. H. and Holzinger K. J. *Twins: a study of heredity and environment*. University of Chicago Press, 1937, XVI+369 pp.
133. Oliver M. M., Bohren B. B., Anderson V. L. Heritability and selection efficiency of severeral measures of egg production. *Poultry Sci.*, 1957, 36, 9, 395—402.
134. Osborne R. and Paterson W. S. B. On the sampling variance of heritability estimates derived from cariance analysis. *Proc. Roy. Soc. Edinb. B.* 1952, 64, 456—461.
135. Osborne R. 1957 (1). The use of sire and dam family averages in increasing the efficiency of selection breeding under a hierarchial mating system. *Heredity*, 1957, 11, 93—116.
136. Osborne R. 1957 (2). Correction for regression on a secondary trait as a method of increasing the efficiency of selective breeding. *Austr. J. Biol. Sci.*, 1957, 10, 365—366.

137. Osterhoff D. Erblchkeitsuntersuchungen und Nachkommenprüfungen auf Grund der ergebnisse der schweinemastleistungsprüfungen. Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie, 1956, 68, 3, 199—240.
138. Patow C. F. Studien über die Vererbung der Milcher giebigkeit an Hand von fünfzigjährigen Problemelkaufzeichnungen. Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie, 1925, 4, Heft 3.
139. Patow C. F. Weitere studien über die Vererbung der Milchleistung beim Rinde. Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie, 1930, 17, 3—158.
140. Pearson Karl. Note of Francis Galton's problem. Biometrica, 1902, 1, 390—399.
- 140a. Pearson K. The law of ancestral heredity. Biometrica, 1903, vol. 11, Part 11, 211—236.
141. Pearson K. and Lee A. On the Laws of inheritance in man. I. Inheritance of physical characters. Biometrica, 1903, 2, 357—462.
142. Pirchner F. Statistisch-genetische Untersuchungen an alpinen Brauncieh. Z. Tierzücht und Züchtungsbiologie, 1959, 73, 2, 129—150.
143. Potter J. C. The genetics of wool improvement. Part III. J. Dep. t. Agric. S. Australia, 1956, 59, 8, 316—322.
144. Pou J. W., Henderson C. R., Asdell S. A., Sikes J. F., Johnes R. C. A study of the inheritance of breeding efficiency in the Beltsville dairy herd. J. Dairy Sci., 1953, 36, 9, 909, 915.
145. Prout F. A note on Reev's method for estimating heritability with assortative mating. J. Genet., 1958, 56, 1, 48—54.
146. Ragab M. T. Ph. D. Theses Institute of Animal Genetic, University of Edinburgh, 1950.
147. Rajaratnam N. Reliability formulas for independent decision data when reliability date matched. Psychometrika, 1960, 25, 3.
148. Rasmuson M. Variation in bristle number of *Drosophila melanogaster*. Acto zool. (stocjh), 1952, 33, 277—307.
149. Rasmuson M. Recurrent reciprocal selection. Results of three model experiments on *Drosophila* for improvement of quantitative characters. Hereditas (Lund), 1956, 42, 397—414.
150. Reeve E. C. K. and Robertson F. W. Studies in quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. J. Genet., 1953, 51, 276—316.
151. Reeve E. C. R. and Robertson F. W. Studies in quantitative inheritance. VI. Sternite chaeta number in *Drosophila*: a metanetric quantitative character. Z. indukt. Abstamm. u. Vererblehre, 1954, 86, 269—288.
152. Rendel J. 1954(1). De viktigaste produktionsegenskaper na pos, far variation och nedärvning. Kgl. lantbruksakad. tidskr., 1954, 93, 4, 182—319.
153. Rendel J. 1954 (2). The use of regression to increase heritability. Austr. J. Biol. Sci., 1954, 7, 368—378.
154. Rendel J. Heritability of miltiple birth in sheep. J. Animal Sci., 1956, 15, 1, 193—201.
155. Rendel J. R., Robertson A., Asker A. A., Khishin S. S. and Ragab M. T. Inheritance of milk production characteristics. J. Agric. Sci., 1957, 48, 426—432.
156. Rietz H. Z. On inheritance in the production of butterfat. Biometrica, 1919, 7, 106—126.
157. Robertson A. and Lerner I. M. The heritability of all-or-none traits: viability of poultry. Genetics, 1949, 34, 395—411.
158. Robertson A. Meeting of the improvement of livestock under tropical conditions. Instit. of Anibal. Genetics. Edinburgh, 1950.
159. Robertson A. 1957. Genetics and the improvement of dairy cattle. Agric. Rev., 1957, 2, 8, 10—21.

160. Robertson A. 1959 (1). Experimental design in the evaluation of genetic parameters. *Biometrics*, 1959, 15, 219—226.
161. Robertson A. 1952 (2). The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, 1959, 15, 469—485.
162. Robertson F. W. and Reeve E. C. K. 1952 (1). Studies in quantitative inheritance. I. The effect of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, 1952, 50, 415—448.
163. Robertson F. W. 1957 (1). Studies in quantitative inheritance. X. Genetic variation of ovary size in *Drosophila*. *J. Genet.*, 1957, 55, 410—427.
164. Robertson F. W. 1957 (2). Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correction between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, 1957, 55, 428—443.
165. Rognoni G., Pasti C. Alcuni aspetti della studio genetico dei caratteri produzione di latte e produzione de carne in un allevamento di bovine di razza «Simmental». *Riv. zoot.*, 1955, 28, 6, 189—192.
166. Rollins W. C., Wagnon K. A. Heritability of weaning grade in range beef cattle. *M. J. Animal Sci.*, 1956, 15, 2, 529—536.
- 166a. Salvi Florido. Studio dell'ereditabilita del peso vivo a seidodicimesi nelle vitalle di razza chianina nella provincia di Siena. *Georgobili*, 1960, 136, 1—2, 178—184.
- 166b. Salvi Florido. Analisi della variabilita genetica del peso vivo alle eta dei e dodicimesi nei vielli di razza chianina. *Caryologia*, 1960, 13, 2, 523—543.
167. Sastri A. V. K. 1956. Estimation of components of variance and of heritability with their standard errors. *J. Indian Soc. Agric. Statist.*, 1956, 8, 1—2, 66—75.
- 167a. Schindler H., Angel Huguet. 1960. Repeatability of breeding efficiency in local dairy herds. «*Ktavim*», 1960, 10, 2, 69—74.
168. Schmidt K., Koriath G. 1958. Studie zur Erblichkeitsschätzung der Fruchtbarkeit beim Rind. *Deutsche tieräaztle Wochenschrift*, 1958, 65, 15, 410—415.
169. Schwartz L., Wearden S. 1959. A distribution — free asymptotic method of estimating, testing, and setting confidence limits for heritability. *Biometrics*, 1959, 15, 2, 227—235.
170. Shelby C. E., Clark R. T., Woodward R. R. The heritability of some economic characteristics of beef cattle. *J. Animal Sci.*, 1955, 14, 2, 372—385.
171. Shelby C. E., Clark R. T., Quensberry I. R., Woodward R. R. Heritability of some economic characteristics in record of performens bulls. *J. Animal Sci.*, 1960, 12, 2, 450—457.
172. Sheldon R. L. Genetic parameters associated with characters affecting egg production in the domestic fowl. I. Heritability of total egg production during the pullet ear. *Austr. J. Agric. Res.*, 1956, 7, 6, 625—629.
173. Signoret I. P., Poly S., Vissac B. Etude statistique de causes de variation de quelques parameters du cecle de reproduction de vaches laitieres. I. La duree de gestation dans les races bovines normande et francaise frisonne pie noire. *Ann Inst. nat. rech. agron.* 1956, D5, 4, 273—294.
174. Sikka I. C. A study of lactation as affected by heredity and environment. *J. Dairy Sci.*, 1950, 17, 231—252.
175. Singh O. N. Heritability and repeatability of calving interval in Tharparkar cattle. *Indian J. Veterin. Sci. and Animal Husbandry*, 1958, 28, 1, 21—24.
- 175a. Smith B. A. and Robinson O. Y. The genetics of Cattle. *J. Bibliogr. genet.*, 1933, 10, 1—104.

176. Sned Press.
 176a. Stah boldt—
 177. Ston stein—
 177a. Sund in state
 177b. Swig cattle d
 178. Table milk an
 38, 10,
 179. Table type cla
 180. Talli heritabi
 2 (May
 181. Tanej body w
 Austral
 182. Tanta ritan
 melanog
 183. Thom environ
 J. Dairy
 183a. Turn Mo. Ag
 184. Tyler product
 Sci., 19
 185. Urick progeny
 16, 1, 2
 186. U. S. Science
 187. Venge cattle. 2
 188. Venge Ugeskr.
 189. Wagn weaning
 grass. J
 190. Warw in youn
 190a. Webe schaftle
 1961, V
 191. Whatl weight
 192. Whea length
 193. Wilco fertility

176. Snedecor G. W. Statistical methods. Ames: Iowa State College Press. 8th ed., 1956, XIII + 534 p.
- 176a. Stahl W. Haustiergenetische Forschung und Leistung der Humboldt-Universität zur Berlin. 1957, N 1, 61—67.
177. Stone I. B. The part inheritance plays in type and production. Holstein-Friesian J., 1955, 18, 1, 17—18.
- 177a. Sundersen D., Freeman A. E. Variation in milkfat production in state-owned herds in Iowa. J. Dairy Sci., 1961, 44, 1, 151—162.
- 177b. Swiger L. A. Genetic and environmental influences on gain of beef cattle during various periods of life. J. Animal Sci., 1961, 20, 1, 183—188.
178. Tabler K. A., Touchberry R. W. Selection indices based on milk and fat yield, fat percent and type classification. J. Dairy Sci., 1955, 38, 10, 1155—1163.
179. Tabler K. A., Touchberry R. W. Estimating the heritability of type classification of dairy cattle. J. Dairy Sci., 1956, 39, 11, 1550—1555.
180. Tallis G. M. and Klosterman E. W. Efficient estimates of heritability from parental halfsib correlations. J. Animal Sci., 1959, 18, 2 (May).
181. Taneja G. C. The relative importance of heredity and environment in body weight increments at different ages in Australian Merino sheep. Austral. J. Agric. Res., 1955, 6, 2, 343—349.
182. Tantawy A. O. and Reeve E. C. K. Studies in quantitative inheritance. IX. The effects of inbreeding at different rates in *Drosophila melanogaster*. Z. Indukt. Abstamm. u. Vererb. Lehre. 1956, 87, 648—667.
183. Thompson N. R., Cranek L. I., Raiston N. P. Genetic and environmental factors in the development of the American Danish cattle. J. Dairy Sci., 1957, 40, 1, 56—66.
- 183a. Turner C. W. The mode inheritance of yearly butterfat production. Mo. Agric. Exp. Sta. Bul., 1927, 112.
184. Tyler W. J. and Hyatt G. The heritability of milk and butterfat production and percentage of butterfat in Australian cattle. J. Animal Sci., 1947, 6, 479—480.
185. Urick J., Flower A. E., Wilson F. S. A genetic study in steer progeny groups during successive growth periods. J. Animal Sci., 1957, 16, 1, 217—223.
186. U. S. Department of Agriculture. «Yearbook of Agriculture 1943—47». Science of farming. U. S. Government Printing Office, Washington, 1947.
187. Venge O. 1956 (1). Genetic difficulties in feed utilization in dairy cattle. Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1956, 67, 2, 147—158.
188. Venge O. 1956 (2). Arvelige fæskelle i foderudnyttelse hos malkende Ugeskr. landmaend. 1956, 101, 26, 355—358.
189. Wagnon K. A., Rollins W. C. Heritability estimates of post-weaning growth to long yearling age of range beef heifers raised on grass. J. Animal Sci., 1959, 18, 3, 918—924.
190. Warwick B. L., Cartwright T. C. Heritability of rate of gain in young growing beef cattle. J. Anim. Sci., 1955, 14, 2, 363—371.
- 190a. Weber Erna. Grundriss der biologischen Statistik, für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1961, Vierte Auflage.
191. Whatley I. A. Influence of heredity and other factors on 180 day weight in Poland-China swine. J. Agric. Res., 1942, 65, 249—264.
192. Wheat J. D., Riggs J. K. Heritability and repeatability of gestation length of beef cattle. J. Animal Sci., 1958, 17, 1, 249—253.
193. Wilcox C. W., Pfau K. O., Bartlett J. W. To what degree is fertility inheritance? Holstein-Friesian World. 1956, 53, 17, 19—67.

194. Wilcox C. W., Pfau K. O., Mather R. E., Bartlett J. W. Genetic and environmental influence upon solid-notfat content of cows milk. *J. Dairy Sci.*, 1959, 42, 7, 1132—1146.
195. Wilgelm F. Die Derechnung der erblichen Durchschlagkraft in einer Kuhfamilie. Eine Einführung in die Varianz—und Kovarianz ananalyse für Tierzüchter und Tierärzte. *Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.*, 1958, 72, 1, 78—87.
196. Winzenried N. V. Die Erbllichkeit der Euterform und ihre Bedeutung für die Zuchwahl. *Schweiz. Arch. Tierheilkunde*, 1954, 96, 11—12, 649—659.
197. Winzenried H. V. Die Wirkung von Umwelt und Erbfaktoren auf die Zusammensetzung des Milchfettes und seiner Bestandteile. *Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol.*, 1955, 64, 2, 105—152.
198. Wright S. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea pig. *Proc. of the Nat. Acad. of Sci.*, 1920, 6, 320—332.
199. Wright S. Sismems of mating. 1. The biometric relations between parent and offspring. *Genetics*, 1921, III, 178.
200. Wright S. The method of path coefficients. *Ann. math. statist.*, 1934, 5, 161—215.
201. Wright S. The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviations from an optimum. *J. Genet.* 1935, 30, 243—256.
202. Wright S. 1952 (1). The theoretical variance within and among subdivisions of a population that is on study state. *Genetics*, 1952, 37, 312—321.
203. Wright S. 1952 (2). The genetics of quantitative variability. *Quantitative Inheritance*. Egg. E.C.R., Reeve, C. H. Waddington. London, H.M.S.O., 1952, 5—41.
204. Wyatt A. I. Genetic variation and covariation in production and other economic traits in chickens. *Poultry Sci.*, 1954, 33, 6, 1266—1274.
205. Yao T. S., Simmons V. L., Schott R. G. Heritability of four characters and birth weight in karacul lambs. *J. Animal Sci.*, 1953, 12, 3, 431—439.
206. Yapp W. W. Dairy cattle products. Ill. *Agric. Exp. Sta. Press.* 1928—1929, 123.

ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
29	3-я сверху	$h^2 = \sigma_{\varphi} / \sigma_{\gamma}^2$	$h^2 = \sigma_{\gamma}^2 / \sigma_{\varphi}^2$
46	22-я сверху	$\Sigma \Sigma (\gamma - M_i)^2 = 80.$	$\Sigma \Sigma (V - M_i)^2 = 80.$
58	8-я снизу	$- C_{11} - C_2$	$- C_1 - C_2$
58	5-я снизу	$C_y - \Sigma (V - M_0)^2$	$C_y = \Sigma (V - M_0)^2$
69	1-я сверху	$h_{22}^2 (1 \cdot 2) =$	$h_2^2 (1 \cdot 2) =$
72	Табл. 19, последняя графа	$C_s = \Sigma n_s D_s^2 = 3$	$C_s = \Sigma n_s D_s^2 = 30$
75	4-я сверху	$CK_d = \sigma_e^2 + k_1 \sigma_d$	$CK_d = \sigma_e^2 + k_1 \sigma_d^2$
75	7-я сверху	$\sigma_p^2 = \sigma_x + \sigma_e^2$	$\sigma_p^2 = \sigma_x^2 + \sigma_e^2$
77	7-я сверху	$h_d^2 = \frac{4\sigma_a^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} =$	$h_d^2 = \frac{4\sigma_d^2}{\sigma_s^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2} =$
81	21—22-я снизу	$\sigma_y^2 + CK_z$	$\sigma_x^2 + CK_z$
83	1-я снизу	$h^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y$	$h^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y^2$
84	16-я сверху	при $h^2 = \frac{r-1}{nr-1} h^2 = 0.$	при $h^2 = \frac{r-1}{nr-1} h^2 = 0.$
104	1-я снизу	$0,18 = 22pq$	$0,18 = 2pq$
106	12-я сверху	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 - \sigma_{\pi}^2 = C_y / N.$	$\sigma_{\varphi}^2 = \sigma_{\gamma}^2 + \sigma_{\pi}^2 = C_y / N.$
138	4-я снизу	$r_s = 1 - \frac{\sigma \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$	$r_s = 1 - \frac{6 \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$
144	11-я снизу	$r_s = 1 - \frac{\sigma \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$	$r_s = 1 - \frac{6 \Sigma d^2}{n(n^2 - 1)} =$

Н. А. Плохинский. „Наследуемость“

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	3
Общий обзор литературы	8
Показатели наследуемости	15
Разнообразие показателей наследуемости	15
Различное понимание сущности наследуемости	16
Показатели наследуемости первой категории	18
Теоретические основы	18
Способы определения некоторых показателей наследуемости	23
Сравнительная оценка способов определения показателей наследуемости	26
Экспериментальная проверка пригодности показателей наследуемости	28
Учет породности и условий жизни	30
Проверка теоретических основ	32
Особые свойства показателя наследуемости $h^2 = 2R_{д/м}$	36
Выводы	39
Показатели наследуемости второй категории	41
Разложение фенотипической вариации	41
Анализ однофакторных дисперсионных комплексов	41
Общие положения и терминология	41
Элементы однофакторного дисперсионного комплекса	43
Две модели комплексов	47
Определение достоверности показателей наследуемости	48
Определение степени наследуемости и разложение факториального среднего квадрата	51
Анализ полных двухфакторных дисперсионных комплексов	56
Анализ иерархических комплексов	63
Определение показателей наследуемости с разложением и без разложения среднего квадрата	78
Разложение генотипической вариации	88
Непараметрические показатели наследуемости	106
Применение различных показателей наследуемости в науке и практике	113
Классификация показателей наследуемости	118
Показатели наследуемости первой категории	119

Первый показатель наследуемости	122
Второй показатель наследуемости	122
Показатели наследуемости второй категории	122
Третий показатель наследуемости	125
Четвертый показатель наследуемости	125
Пятый показатель наследуемости	128
Пятый и четвертый показатели наследуемости в племенных стадах Новосибирской области и Алтайского края	135
Шестой, седьмой, восьмой и девятый показатели наследуемости	139
Десятый, одиннадцатый и двенадцатый показатели наследуемости	142
Тринадцатый показатель наследуемости	143
Показатели наследуемости третьей категории (четырнадцатый и пятнадцатый)	144
Зависимость показателей наследуемости от различных факторов	145
Основные факторы, определяющие величину показателей наследуемости	177
Изменчивость признака	178
Генотипическое разнообразие	179
Разнообразие условий жизни	180
Комбинированное действие трех основных факторов	180
Литература	184

*Николай Александрович
Плохинский*

НАСЛЕДУЕМОСТЬ

Редактор И. П. Зайцева
Художественный редактор В. Г. Бурыкин
Обложка художника Ю. В. Гаврилова
Технический редактор Т. П. Танакова
Корректоры: В. Г. Прохорова, Т. П. Савинова

Сдано в набор 21 апреля 1964 г. Подписано в печать 9 ноября 1964 г. МН 00650. Бумага 60×92¹/₁₆. 12,25 печ. л., 13,9 уч.-изд. л. Тираж 2500.

Редакционно-издательский отдел Сибирского отделения Академии наук СССР. Новосибирск, Советская, 20. Заказ № 62. Типография № 1. Новосибирск, Красный проспект, 20.
Цена 1 р. 07 к.

122
122
122
125
125
128
135
139
142
143
144
145
177
178
179
180
180
184

МН 00650. Бу-
наук СССР.
рск, Красный

Цена 1 р. 07 к.

III

И.А. ПУХОВИЧ

III